БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

Том 20 | 1935 | № 3

СОДЕРЖАНИЕ



УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТ. И НАУЧНО-ИССЛЕД. УЧРЕЖД. НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ — БИОМЕДГИЗ — ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД | 1935 | МОСКВА

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

Tome 20 1935 № 3

SOMMAIRE

I. ARTICLES ORIGINAUX

Ботанический журнал СССР

Том 20 1935 № 3

Journal botanique de l'URSS

Tome 20 1935 № 3

УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТ. И НАУЧНО-ИССЛЕД. УЧРЕЖД. НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ — ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ (ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ) — 1935

Редактор *В. Л. Комаров* Техн. редактор *В. П. Волнухин.*

Ленгорлит № 18566. Ленбиомедгиз 58/л. Сдано в производство 22/IV-35 г. Подписано к печати 4/VII-1935 г. 10,01 авт. л. $3^6/_8$ б. л. Ст.-ф. 72 × 105. Печ. зн. в 1 бум. л. 114 68.
Тираж 2 300 экз. Зак. № 807.

Тип. «Коминтерн» и шк. ФЗУ им. КИМ'а, Ленинград, Красная, 1.

ТОМ 20 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1935 № 3
TOME 20 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1935 № 3

А. М. АЛЕКСЕЕВ

К вопросу о влиянии водного режима листьев на процесс фотосинтеза

С 1 рисунком

(Получено 11/II 1935)

Влияние засухи на растение представляет собою явление чрезвычайной сложности. Первым шагом в изучении такого сложного явления должен быть его анализ: необходимо изучить влияние засухи на отдельные стороны жизнедеятельности растения с тем, чтобы, синтезируя затем полученные сведения, иметь возможность составить себе более полное представление о влиянии засухи на жизнь растения в целом. С точки зрения изучения влияния засухи на урожай, на накопление сухого вещества растением особый интерес представляет выяснение влияния водного режима на такие физиологические процессы как фотосинтез, дыхание, рост и развитие ассимилирующей листовой поверхности. Вопросы эти представляют особый интерес для проблемы „сухого" земледелия, так как соотношение энергии фотосинтеза и дыхания на фоне той или иной величины общей ассимилирующей поверхности решает вопрос о прибыли или растрате органического вещества в растении за период засухи, а тем самым и судьбу конечного урожая.

Настоящая работа ставит себе целью дать некоторый материал по вопросу о влиянии водного режима листьев на процесс фотосинтеза. Постановка такого рода работы представлялась интересной, так как по данному вопросу у нас имеется еще очень мало сведений. Правда, ряд исследователей отмечает факты влияния содержания воды в листьях на процесс фотосинтеза, отмечалось также не раз, что фотосинтез отличается гораздо большей чувствительностью например по сравнению с дыханием к недостатку воды в листьях, но детали этой зависимости, а также поведение листьев отдельных растений еще далеко не выяснены. Здесь наблюдается расхождение во взглядах отдельных авторов, работавших с различными растениями. Вальтер[1] на водяном растении *Helodea canadensis* показал тесную зависимость между интенсивностью фотосинтеза и содержанием воды в листьях. Максимальный фотосинтез происходил при полном (100%) насыщении листьев водою, малейшее же снижение содержания воды в листьях приводило к уменьшению интенсивности фотосинтеза, которое происходило сначала медленно, но потом, при достижении известной величины водного дефицита в листьях, наблюдалось резкое падение, а вслед затем вскоре

[1] Walter H. Plasmaquellung und Assimilation. Protoplasma, Bd. 6 (1929), 113.

и полное прекращение фотосинтеза. Ильин[1] на примере сухопутных растений (*Salvia silvestris*, *Bidens tripartita* и др.) также показал значительное влияние водного режима листьев на процесс фотосинтеза. Оказалось, что потеря воды значительно, в 2—10 раз, понижает ассимиляцию, причем при возобновлении тургесценции после завядания, хотя бы растение внешне совершенно оправилось, фотосинтез остается ослабленным, в особенности у растений сырых местообитаний. С другой стороны, Вильштеттер и Штолль[2] указывают, что у *Pelargonium peltatum* снижение содержания воды в листьях на 30% не отзывается на интенсивности фотосинтеза; даже при снижении свежего веса листа на 70% наблюдалось относительно большое поглощение CO_2, составлявшее около 50% такового при достаточном снабжении листьев водою. При последней степени обезвоживания листья сморщивались более чем на половину своей исходной площади и свернулись, так что, по мнению авторов, падение интенсивности фотосинтеза могло отчасти зависеть от ухудшения освещения и снабжения углекислотой ассимилирующих клеток. Данные работы Вильштеттера и Штолля, показавшие столь значительную стойкость фотосинтеза у листьев *Pelargonium* при потере воды, находятся в противоречии с данными большинства других исследователей, работавших по этому вопросу. Отметим еще работу Бриллиант,[3] показавшую с одной стороны, что у некоторых по крайней мере растений возможно даже повышение энергии фотосинтеза при слабом подсыхании листьев и, с другой стороны, выявившую весьма различное поведение в этом отношении листьев растений различных экологических типов и различного возраста. Так как работа Бриллиант имеет наибольшее соприкосновение с данными нашей работы, то мы на ней и остановимся несколько подробнее. Бриллиант работала с отрезанными листьями, даже с частями листьев: из листьев вырезались по обе стороны от главной жилки симметричные участки в 3,4 *см*², одна половинка клалась на воду, другая взвешивалась и затем подсушивалась на воздухе или в эксикаторе в течение разных промежутков времени (от 1 до 20 час.), благодаря чему получалась потеря воды от 5 до 63% свежего веса листа (что составляет 7,80 % первоначального содержания воды в листе). После определения потери воды оба отрезка помещались в эвдиометры с определенным содержанием CO_2 (до 10%) и выставлялись на солнечный свет или же освещались полуваттной лампой в 600 свечей. Экспозиция продолжалась от 25 мин. до 2 час., в зависимости от освещения и температуры; последняя большей частью была равна 25—30°. Газовый анализ проводился с помощью прибора Боннье и Манжен. В приводимых в работе опытных данных потеря воды вычислена в процентах от свежего веса листа; число кубических сантиметров поглощенного углекислого газа перечислено на 10 *см*² листовой поверхности и выражено в процентах от количества CO_2, усвоенного за тот же промежуток времени равной площадью листового отрезка, не подвергавшегося высушиванию. Абсолютных величин поглощенного 10 *см*² листовой поверхности углекислого газа в работе таким образом не приводится Опыты проводились с несколькими видами растений, а именно с плющем (*Hedera helix*), бальзамином (*Impatiens parviflora*) и *Heracleum sphondylium*. С плющем были получены следующие данные:

[1] Ilyin W. Flora N. F., Bd. 16, (1923), 360.

[2] Willstätter und Stoll. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin, 1918, 170.

[3] Бриллиант В. А. Зависимость энергии фотосинтеза от содержания воды в листьях. Изв. Главн. Ботан. сада РСФСР, т. 24, 1926.

потеря воды:	63—53%	52—41%	39—31%	25—15%	15—5%
поглощенная CO_2:	1,4	1,5	37,0	142,6	127,4

Из этих цифр видно, что максимум ассимиляции оказался при некотором водном дефиците равном 15—25%.

Вальтер,[1] приводя в одной из своих работ эти данные Бриллиант, высказывает однако сомнение относительно положения максимума ассимиляции и делает предположение, что перемещение этого максимума в сторону некоторого водного дефицита кажущееся, обусловленное пересчетом интенсивности ассимиляции на единицу сырого веса. Если бы пересчет был дан на единицу сухого веса, то последние две цифры поглощения угольной кислоты (при дефицитах воды в 25—15 и 15—5%), по мнению Вальтера, оказались бы равными. Дело в том, что вода принимает в процессе ассимиляции главным образом участие непрямое. Поэтому, когда в начале подсыхания, при еще малой потере воды, происходит только незначительное снижение интенсивности ассимиляции, то при пересчете ее на единицу сырого веса в этом случае должно получиться кажущееся повышение интенсивности ассимиляции. Нужно однако заметить, что критика Вальтером данных Бриллиант основана очевидно на недоразумении: Вальтер в своей статье указывает, что Бриллиант пересчитывала интенсивность ассимиляции на 100 *г* сухого веса, между тем как в оригинале работы Бриллиант, как уже отмечено выше, говорится, что интенсивность ассимиляции (число кубических сантиметров поглощенного углекислого газа) перечислялась на 10 *см*² листовой поверхности.

Приведенные выше цифры, выражающие зависимость ассимиляции у плюща от водного дефицита в листьях, представляют собою лишь средние цифры. Полностью полученные для плюща данные представляются в следующем виде:

Потеря воды	Поглощен. CO_2	Потеря воды	Поглощен. CO_2	Потеря воды	Поглощен CO_2
62,9	0,0	31,4	55,7	12,1	114,8
56,3	4,1	25,0	115,8	11,7	117,2
52,8	0,0	25,0	162,5	9,9	94,7
51,7	4,6	22,3	100,0	9,2	106,8
48,7	0,0	21,8	82,4	9,2	87,8
41,2	0,0	18,2	390,0	9,1	84,9
39,0	39,2	16,4	61,3	8,5	200,0
37,4	39,8	15,4	86,4	7,3	126,7
37,2	31 0	14,6	150,0	5,7	200,0
36,6	9,1	13,1	190,0	4,9	86,4
33,7	46,8	12,9	96,9		

Как видно из этого полного перечня цифр данного опыта, цифры получились чрезвычайно колеблющиеся. На это обстоятельство указывает и сам автор: „Не могу не указать, говорит он,[2] прежде всего на трудно объяснимые резкие скачки некоторых цифр; так во 2-й графе обращает на себя внимание неожиданно низкая цифра 9, 1, в 4-й графе, наоборот, крайне высокая цифра 390,0; последняя группа цифр, — при малых потерях воды, — вся отличается широкой амплитудой отклонений“. Автор склонен объяснить эти колебания интенсивности ассимиляции различным возрастом отдельных подопытных листьев.

---

[1] Walter. Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung, (1926), 95.
[2] В. А. Бриллиант, l. c., стр. 4.

Далее в работе говорится:[1] „Между изменениями содержания воды, с одной стороны, и энергии ассимиляции, с другой, не наблюдается пропорциональности даже при рассматривании средних величин, а тем более при сопоставлении цифр, относящихся к отдельным опытам; в одних случаях большей потери воды отвечает менее интенсивное поглощение CO_2, в других — наоборот“. И несмотря на это автор все-таки считает возможным делать выводы из таких цифр: „Несмотря на резкие колебания, — говорится на 5-й странице работы, — цифры все же дают возможность сделать некоторые определенные выводы, которые слагаются особенно ясно при рассматривании изменений энергии ассимиляции на каждые 10% потери воды“.

При столь резко выраженной вариации цифр интенсивности ассимиляции, полученных в отдельных опытах, представляется безусловно необходимой оценка достоверности полученных из этих цифр средних величин интенсивности ассимиляции для отдельных вариантов величины дефицита воды в листьях, т. е. необходима статистическая обработка полученного цифрового материала. Такая обработка представляется возможной для последних трех вариантов дефицита воды в листьях, хотя, правда, число опытов во всех случаях было и невелико: для варианта в 39—31% воды дефицита мы имеем 6 опытов, для варианта в 25—15% дефицита—7, а для варианта в 15—5% дефицита —13 опытов. С целью получения представления о достоверности сделанных в работе Бриллиант выводов мы произвели означенного рода статистическую обработку полученного ею цифрового материала и получили нижеследующие результаты:

Вариант дефицита воды в листьях	Средняя величина интенсивности ассимиляции с соответствующей срединной ошибкой $M \pm m$	Разность между интенсивностями ассимиляции отдельных вариантов опыта $M_1 \pm m_1 - M_2 \pm m_2$	Достоверность разности $\frac{\sqrt{m^2_1 + m^2_2}}{M_1 - M_2}$
15— 5% [2]	127,4±12,04		
25—15%	101,4±14,28	26,0±18,7	1,4
39—31%	42,5± 4,10	58,9±14,9	3,9
15— 5% [3]	127,4±12,04	15.2±44,5	0,34
25—15%	142,6±42,91	105,6±43,4	2,4
39—31%	37,0± 6,50		

Таким образом из этой таблицы видно, что если при вычислениях принимать во внимание все варианты интенсивности ассимиляции, то разность в величине этой интенсивности между отдельными вариантами влажности листьев нигде не достоверна; если же при вычислениях откинуть крайние величины интенсивности ассимиляции в 9,1 и 39%, то разница в интенсивности ассимиляции может быть признана достоверной только между вариантами в 25—15 и 39—31 процентов водного дефицита листьев. Отсюда следует признать, что наличие максимума ассимиляции при дефиците влажности листьев в 25—15% для плюща не доказано, но что более или менее доказана депрессия фотосинтеза, начиная с 31% водного дефицита листьев. Так как

[1] В. А. Бриллиант, l. с., стр. 6.

[2] При условии, что откинуты сильно уклоняющиеся величины интенсивности ассимиляции—9,1; 390,0.

[3] При условии, что все варианты величины интенсивности ассимиляции приняты при вычислениях.

в работе не приводятся абсолютные величины интенсивности ассимиляции, то и нельзя решить, насколько достоверны приводимые в процентах от контроля различия в интенсивности ассимиляции между контрольными, неподвергавшимися высушиванию, листьями и листьями, испытавшими ту или иную степень высушивания.

Опыты с бальзамином дали несколько иные результаты: здесь уже небольшой водный дефицит в 10% снижает интенсивность фотосинтеза, что и понятно, принимая во внимание, что мы здесь имеем дело с гигрофитом. Однако опыты с молодыми листьями того же растения дали неожиданный результат: при водном дефиците в 25—43% фотосинтез усилился почти втрое (в среднем он составлял 283% от контроля при сильном расхождении показаний отдельных опытов, именно от 85 до 733%). Так как и здесь автор не приводит абсолютных величин интенсивности ассимиляции, то нельзя выяснить, насколько достоверны эти данные и обосновывающееся на них утверждение, что у молодых растений бальзамина потеря воды в 25—43% свежего веса листа заметно стимулирует процесс усвоения углекислоты.

Наличие у растений определенного экологического типа максимума фотосинтеза при некотором водном дефиците в листьях, отмеченное в выше разобранной работе Бриллиант и оказавшееся к сожалению недоказанным с достаточной долей достоверности, заинтересовало нас потому, что в совместной работе с Гусевым[1] нам удалось подметить аналогичное явление у мха *Dicranum undulatum*. Поэтому мы решили еще раз провести подобного рода наблюдения, но взять уже растение другого экологического типа, и потому мы остановились на листьях яблони. Переходим теперь к изложению данных, полученных нами с этим объектом.

Опыты проводились с листьями яблони сорта „Налив желтый". Листья брались с юго-восточной стороны дерева, с ближайших веток, причем старались для опытов брать по возможности одинаковые листья; длина подопытных листьев была в 7—8 *см*, а площадь 20—29 *см*². План работы был нижеследующий: листья снимались с дерева в 7 час. утра, взвешивались и затем помещались черешками в воду и ставились в эксикаторы с влажной атмосферой (над водой) до полного их насыщения водой, что узнавалось путем повторных взвешиваний. После этого насыщенные водой листья непосредственно шли в опыт по определению интенсивности ассимиляции или сначала подвергались различной степени высушиванию в эксикаторах над серной кислотой. Насыщенные до предела листья содержали воды 24,8 ± 5,2% от сухого веса или 71,2 ± 0,3% от сырого веса. При насыщении листьев водою обнаружились следующие интересные обстоятельства, которые были учтены в дальнейшем при постановке опытов: оказалось, что на рассеянном свету листья быстрее насыщаются водой чем в полной темноте, далее оказалось, что листья, подвергавшиеся предварительно сильному высушиванию, уже труднее поглощают затем воду и в состоянии предельного насыщения содержат воды гораздо меньше (в некоторых опытах только 130% от сухого веса) чем листья, непосредственно взятые с дерева. Поэтому в дальнейшей постановке опытов листья, непосредственно снятые с дерева, сначала насыщались водой, а потом уже подвергались высушиванию до нужного предела. Каждый лист шел для двух опытов по определению интенсивности ассимиляции:

---

[1] Алексеев А. и Н. Гусев. Влияние условий влажности среды на водный режим, гидратуру протоплазмы и ассимиляцию углерода. Учен. Зап. Казанск. Гос. Универс., 1935.

один раз в стадии полного насыщения водой, другой раз после предварительного подсушивания. Нужно однако заметить, что за время определения интенсивности ассимиляции насыщенные водой листья несколько теряли воду, так что практически не удавалось определить интенсивность ассимиляции в стадии действительного стопроцентного насыщения водой. Однако это обстоятельство не имело большого значения, так как, как это мы увидим дальше, в виду значительного индивидуального колебания интенсивности ассимиляции не удалось подметить реальной разницы в интенсивности ассимиляции между листьями, насыщенными на 100 и 90% от предельной величины насыщенного веса. Степень подсушивания листьев определялась по весу: насыщенные водой до предела листья взвешивались, этот насыщенный вес принимался за 100, и дальнейшее высушивание велось до тех пор, пока вес листьев становился приблизительно равным 90, 80, 70, 60, 50 и 40% от этого исходного насыщенного веса. Высушивание, как уже отмечалось, проводилось в эксикаторах над серной кислотой на рассеянном свете. Последнее обстоятельство имело еще то значение, что листья, которые подвергались высушиванию в полной темноте, будучи затем освещены, показывали меньшую и более колеблющуюся интенсивность ассимиляции чем листья, которые во время подсушивания находились на рассеянном свете. Получилось впечатление, что резкий переход из темноты на свет вызывает нечто вроде шока, проявляющегося снижением интенсивности ассимиляции. Определение интенсивности ассимиляции проводилось в токе воздуха с применением поглотителя Красносельской-Максимовой и Ордояна и притом на искусственном электрическом свете: листья, помещенные в круглые стеклянные приемники, освещались светом электрической лампы в 600 ватт, которая находилась от них на расстоянии 2 *м*. При такой установке перегрева воздуха в приемнике не происходило. Температура внутри приемника, равно как и температура наружного воздуха, измерялась при каждом опыте. Экспозиция листа продолжалась 30 мин. За это время пропускалось через приемник с листом 15 *л* воздуха, что, принимая во внимание среднюю площадь листа в 27 $см^2$, составляет 1,1 *л* воздуха в 1 час на 1 $см^2$ листовой поверхности. После окончания опытов с ассимиляцией листья быстро убивались и сушились до постоянного веса в сушильном шкафу с целью определения их сухого веса. Для характеристики водного режима листьев служили следующие показатели: 1) количество воды в процентах от сухого веса, 2) количество воды в процентах от сырого веса, 3) дефицит воды в процентах от сырого веса (разность между процентом воды от сырого веса листьев, насыщенных водой, и таковым же процентом при данной степени подсушивания листьев, 4) дефицит воды в процентах от абсолютного количества воды в насыщенном листе, т. е. от исходного запаса воды в листьях. Для определения этого последнего показателя сначала находится количество воды в листьях в стадии полного их насыщения водою, затем количество воды в листьях в стадии той или иной степени подсушивания, затем по разности между этими величинами находится абсолютный дефицит воды, который затем пересчитывается в процентах от исходного количества воды в листьях при полном их насыщении водою.

На основании всех приведенных опытов был получен нижеследующий цифровой материал, характеризующий водный режим листьев и интенсивность фотосинтеза (см. таблицу на 233 стр.).

В этой сводной таблице цифровой материал расположен в порядке убывающего количества воды в процентах от сухого и сырого веса

Сырой вес листа в процентах от сырого насыщ. веса	Вес воды в процентах от сухого веса листа	Вес воды в процентах от сырого веса листа	Дефицит воды в процентах от сырого веса листа	Дефицит воды в процентах от количества воды в насыщ. листе (от первоначального водного запаса)	Интенсивность ассимиляции (количество поглощенной CO_2 в *мг* на *дм*^{2} листовой поверхности)
97,6	241,2	70,5	1,00	3,69	17,9
96,9	239,7	70,7	1,90	5,51	18,0
99,5	233,1	70,0	0,10	0,65	21,4
97,4	227,3	69,4	1,10	4,93	14,6
95,2	214,3	68,2	3,10	6,88	23,3
91,4	211,6	69,2	1,40	12,08	22,7
90,1	210,8	67,8	4,8	14,54	22,2
92,6	210,5	67,7	2,5	10,43	12,4
91,5	208,5	67,3	2,8	12.15	28,0
91,4	201,6	66,8	3,2	12,55	23,7
85,5	186,5	64,8	6,2	24,3	42,0
85,2	181,5	64,4	7,0	25,5	22,7
87,5	175,4	63,6	6,0	19,8	27,0
85,4	174,6	63,6	8,4	23,7	15,4
84,0	172,2	63,8	6,2	22,9	50,4
81,5	169 5	62,8	9,4	27,4	29,8
82,6	168,4	62,7	7,4	22,8	38,8
80,8	163,2	62,0	10,0	31,6	36,1
80,5	159,8	61,5	8,5	30,4	49,8
80,2	155,4	60,8	9,2	29,8	26,8
80,0	151,4	60,2	10,8	38,2	27,0
79,8	150,2	60,0	11,2	39,2	30,2
77,1	148,1	59,7	11,7	38,4	13,5
74,1	144,2	59,0	12,2	43,6	27,0
77,1	144,0	59,9	10,1	36,9	15,4
72,2	140,4	58,3	12,9	39,5	16,1
72,0	138,8	58,1	12,4	40,1	23,4
70,5	135,3	57,6	12,9	41,5	9,3
74,6	131,2	56,7	15,3	43,4	11,4

Сырой вес листа в процентах от сырого насыщ. веса	Вес воды в процентах от сухого веса листа	Вес воды в процентах от сырого веса листа	Дефицит воды в процентах от сырого веса листа	Дефицит воды в процентах от количества воды в насыщ. листе (от первоначального водного запаса)	Интенсивность ассимиляции (количество поглощенной CO_2 в *мг* на 1 *дм*² листовой поверхности)
71,8	129,3	56,5	13,5	39,8	18,3
70,2	127,8	56,1	16,1	45,4	8,2
69,8	125,2	55,6	15,6	42,8	10,8
60,0	113,9	53,3	17,7	54,0	8,0
59,9	105,4	51,2	18,8	54,5	15,4
59,6	103,1	50,7	20,3	56,5	3,2
59,4	100,2	50,0	21,0	51,4	5,6
58,5	98,4	49,5	20,5	50,2	5,4
55,7	96,2	49,1	22,0	61,9	2,8
56,7	89,3	47,1	23,0	58 3	6,0
52,8	85,5	45,9	24,1	65,0	4,9
51,4	83,2	45,4	24,6	67,2	3,5
49,8	79,6	44,1	27,9	70,0	8,4
48,0	63,8	39,0	31,0	72,3	0,0
46,2	60,2	37,5	33,5	76,0	0,0
44,0	58,2	36,7	35,3	78,6	0,0
42,1	56,3	35,9	36,1	80,0	0,0
41,4	55,6	34,2	37,8	83,5	0,0

листьев. Вес листьев, выраженный в процентах от насыщенного сырого веса, тоже конечно убывает по мере подсушивания листьев, но не обнаруживает столь правильного хода по той причине, что величина насыщенного веса у разных листьев получалась различной; этим же самым объясняется и пестрота цифр в третьем и четвертом столбце таблицы. Что касается интенсивности ассимиляции, то с первого взгляда на цифровой материал видно, что интенсивность ассимиляции убывает при сильном подсушивании листьев и в конце-концов ассимиляция совсем прекращается, когда листья потеряли более 70% своего первоначального (в стадии полного насыщения) водного запаса; при более же слабых степенях обезвоживания листьев цифры, выражающие интенсивность ассимиляции, получились довольно пестрыми, причем бросается в глаза отсутствие прямой пропорциональной зависимости между интенсивностью ассимиляции и степенью обезвоживания листьев;

на это обстоятельство указывает и Бриллиант[1] в своей работе, то же получилось и у Ильина в его работе[2].

Для дальнейшей обработки цифровой материал был разбит на пять групп или вариантов, причем в основу группировки был положен вес листьев, выраженный в процентах от сырого насыщенного веса, т. е. тот показатель, которым мы пользовались и при проведении самого процесса подсушивания листьев, для установления срока этого подсушивания. При такой разбивке получились следующие группы:

Вариант I: вес листьев после подсушивания колеблется в пределах от 100—90% от сырого насыщенного веса.

Вариант II: вес листьев колеблется между 90—80% от насыщенного сырого веса.

Вариант III: вес листьев колеблется в пределах 80—70% от насыщенного сырого веса.

Вариант IV: вес листьев колеблется между 60—50% от сырого насыщенного веса.

Вариант V: вес листьев около 40% от сырого насыщенного веса.

При такой разбивке полученного цифрового материала оказалось, что разница между величинами показателей, характеризующих водный режим листьев и интенсивность фотосинтеза, лежит за пределами ошибок наблюдения (обусловленных главным образом индивидуальными колебаниями этих величин у листьев), т. е. может считаться достоверной. Данные по отдельным вариантам приводятся в нижеследующих таблицах:

ТАБЛИЦА 1

Вариант I. Вес листьев после подсушивания колеблется в пределах от 100 до 90% от сырого веса в стадии полного насыщения

Показатели, характеризующие водный режим листа и интенсивность фотосинтеза	M_1	σ_1	V_1	m_1
Площадь листьев в кв. сантиметрах	27,5	3,85	14,26	1,21
Сухой вес листа в миллиграммах	110	16,64	15,12	5,26
Сырой вес листа в миллиграммах	354	50,26	14,20	11,40
Воды в процентах от сухого веса	219,9	14,06	6,4	4,43
Воды в процентах от сырого веса	68,8	1,28	1,76	0,40
Водный дефицит в процентах от сырого веса	2,2	1,37	62,3	0,43
Дефицит воды в процентах от исходн. запаса воды в листьях	8,3	4,61	55,5	1,47
Количество поглощенн. CO_2 в миллиграммах на 1 кв. дециметр поверхности	20,40	4,67	22,9	1,46

[1] Бриллиант, l. c., стр. 6.
[2] Приводится у Бриллиант, l. c., стр. 6.

ТАБЛИЦА 2

Вариант II. Вес листьев после подсушивания колеблется в пределах от 90 до 80% от сырого веса в стадии полного насыщения

Показатели, характеризующие водный режим листа и интенсивность фотосинтеза	M_2	σ_2	V_2	m_2
Площадь листа в кв. сантиметрах	27,0	4,01	14,8	1,25
Сухой вес листа в миллиграммах	117,0	20,12	17,2	6,40
Сырой вес листа в миллиграммах	308,0	60,10	19,4	13,80
Воды в процентах от сухого веса листа	167,3	11,1	6,5	3,3
Воды в процентах от сырого веса листа	63,05	1,68	2,67	0,48
Водный дефицит в процентах от сырого веса	8,4	1,76	20,93	0,51
Дефицит воды в процентах от исходн. запаса воды в листьях	28,0	6,24	22,27	1,80
Количество поглощенн. CO_2 в миллиграммах на 1 кв. дециметр листов. поверхности	32,5	8,06	24,86	2,30

ТАБЛИЦА 3

Вариант III. Вес листьев после подсушивания колеблется в пределах от 80 до 70% от сырого веса в стадии полного насыщения

Показатели, характеризующие водный режим листа и интенсивность фотосинтеза	M_3	σ_3	V_3	m_3
Площадь листа в квадратных сантиметрах	25,4	4,57	18,0	1,44
Сухой вес листа в миллиграммах	120,0	15,12	12,6	4,78
Сырой вес листа в миллиграммах	286,0	34,84	12,2	10,9
Воды в процентах от сухого веса листа	136,5	7,83	5,8	2,48
Воды в процентах от сырого веса листа	57,85	1,58	2,8	0,50
Водный дефицит в процентах от сырого веса	13,3	1,89	14,21	0,60
Дефицит воды в процентах от исходн. запаса воды в листьях	41,14	2,65	6,46	0,84
Количество поглощенн. CO_2 в миллиграммах на 1 кв. дециметр листовой поверхности	15,30	6,14	40,13	1,94

ТАБЛИЦА 4

Вариант IV. Вес листьев после подсушивания колеблется в пределах от 60 до 50% от сырого веса в стадии полного насыщения

Показатели, характеризующие водный режим листа и интенсивность фотосинтеза	M_4	σ_4	V_4	m_4
Площадь листа в квадратных сантиметрах	27,8	3,64	13,10	1,15
Сухой вес листа в миллиграммах	112,0	11,20	10,0	3,54
Сырой вес листа в миллиграммах	215,0	21,12	9,8	6,60

Показатели, характеризующие водный режим листа и интенсивность фотосинтеза	M_4	σ_4	V_4	m_4
Воды в процентах от сухого веса листа	95,5	10,89	11,5	3,44
Воды в процентах от сырого веса листа	48,6	2,83	5,8	0,90
Водный дефицит в процентах от сырого веса	21,9	3,01	13,68	0,95
Дефицит воды в процентах от исходн. запаса воды в листьях	53,7	8,76	16,31	2,77
Количество поглощенн. CO_2 в миллиграммах на 1 кв. дециметр листовой поверхности	6,32	3,70	58,73	1,17

ТАБЛИЦА 5

Вариант V. Вес листьев после подсушивания составляет около 40% от сырого веса в стадии полного насыщения

Показатели, характеризующие водный режим листа и интенсивность фотосинтеза	M_5	σ_5	V_5	m_5
Площадь листа в сантиметрах	26,8	—	—	—
Сухой вес листа в миллиграммах	114,0	—	—	—
Сырой вес листа в миллиграммах	191,2	—	—	—
Воды в процентах от сухого веса листа	58,8	—	—	—
Воды в процентах от сырого веса листа	36,6	—	—	—
Водный дефицит в процентах от сырого веса	34,7	—	—	—
Дефицит воды в процентах от исходного запаса воды в листьях	76,1	—	—	—
Количество поглощенн. CO_2 в миллиграммах на 1 кв. дециметр листовой поверхности	0,0	—	—	—

Примечание: Ввиду малого количества цифр отдельных наблюдений данные не подвергались статистической обработке.

При просмотре цифр этих пяти таблиц бросается в глаза высокий коэфициент вариации количеств поглощенной CO_2, который колеблется по отдельным вариантам от 22 до 59%. Столь большие колебания в количествах поглощенного углекислого газа, несмотря на более или менее постоянные условия опытов, не дают возможности разбить полученные данные на большее число вариантов, чем принятые выше пять вариантов, т. е. не дают возможности проследить более подробно зависимость интенсивности фотосинтеза от водного режима листьев. Для того чтобы это можно было сделать, потребовалось бы очевидно гораздо большее количество опытов чем то, которое мы были в состоянии провести. Но различия как в водном режиме, так и в интенсивности фотосинтеза, которые можно установить на основании приведенных в таблицах данных между принятыми нами вариантами, являются вполне достоверными (за исключением только одного случая, о котором будет сказано ниже). Это видно из сопоставления отдельных

вариантов, которое дано в нижеследующих таблицах, где кроме того дан еще пересчет интенсивности фотосинтеза на единицу сухого и сырого веса листьев.

ТАБЛИЦА 6

Сопоставление вариантов I и II	M_1	M_2	Разность	Достоверность разности
Воды в процентах от сухого веса листа	219,9±4,4	167,3±3,3	52,6±5,5	9,0
Дефицит воды в процентах от исходного запаса воды в листьях	2,2±0,4	28,0±1,8	25,8±1,8	14,3
Количество поглощенн. CO_2 в миллиграммах: . . . . . . на 1 кв. дециметр листов. поверхности	20,4±1,5	32,5±2,3	12,1±2,7	4,5
на 1 *г* сухого веса листа . .	50,3±4,1	73,3±6,0	22,4±7,3	3,1
на 1 *г* сырого веса листа .	,7±1,2	28,4±1,8	12,7±2,2	5,6

Из таблицы 6 видно, что различия как в показателях, характеризующих водный режим листьев, так и в показателях, характеризующих интенсивность ассимиляции у листьев этих двух вариантов опыта, вполне достоверны, и можно сделать вывод, что листья, потерявшие 10—20% от своего насыщенного веса, ассимилируют более интенсивно как при расчете на единицу площади, так и при расчете на единицу

ТАБЛИЦА 7

Сопоставление вариантов II и III	M_2	M_3	Разность	Достоверность разности
Воды в процентах от сухого веса листа	167,3±3,3	136,5±2,5	30,8±4,1	7,5
Дефицит воды в процентах от исходн. запаса воды в листьях	28,0±1,8	41,1±0,8	13,1±2,0	6,6
Количество поглощенн. CO_2 в миллиграммах: на 1 кв. дециметр листов. поверхности	32,5±2,3	15,3±1,9	17,2±3,0	5,7
на 1 *г* сухого веса листа . .	73,3±6,0	31,7±4,5	41,6±7,5	5,4
на 1 *г* сырого веса листа . .	28,4±1,8	13,4±1,7	15,0±2,4	6,2

сухого или сырого веса по сравнению с листьями, имеющими вес, равный 100—90% от насыщенного веса.

Переходим теперь к сопоставлению вариантов II и III между собою. Мы видим из таблицы 7, что и между вариантами опыта II и III также существуют вполне достоверные различия как в показателях водного режима листьев, так и в интенсивности фотосинтеза.

Переходим теперь к сопоставлению вариантов III и IV.

ТАБЛИЦА 8

Сопоставление вариантов III и IV	M_3	M_4	Разность	Достоверность разности
Воды в процентах от сухого веса листа	136,5±2,5	95,5±3,4	41,0±4.2	9,8
Дефицит воды в процентах от исходного запаса воды в листьях	41,1±0,8	53,7±2,8	12,6±2,9	4,3
Количество поглощенн. CO_2 в миллиграммах:				
на 1 кв. дециметр листов. поверхности	15,3±1,9	6,3±6,2	9,0±2,2	4,1
на 1 *г* сухого вещества . .	31,7±4,5	16,4±2,7	15,3±5,2	3,0
на 1 *г* сырого вещества . .	13,4±1,7	8,4±1,4	5,0±2,2	2,3

Из таблицы видно, что только в отношении интенсивности фотосинтеза, пересчитанного на единицу сырого веса листа, различие между вариантами III и IV недостоверно, в отношении же других показателей, характеризующих интенсивность фотосинтеза и водный режим листьев, различие между означенными двумя вариантами опыта вполне достоверны.

Сопоставление вариантов IV и V не дается, так как данные, характеризующие вариант V, как уже отмечалось выше, не подвергались математической обработке.

Наиболее существенные показатели, характеризующие все пять вариантов опыта, сведены в таблице 9.

ТАБЛИЦА 9

Показатели, характеризующие водный режим листа и интенсивность фотосинтеза	Вариант I 100—90% от насыш. веса листа	Вариант II 90—80% от насыщ. веса листа	Вариант III 80—70% от насыщ. веса листа	Вариант IV 60—50% от насыщ. веса листа	Вариант V 40% от насыщ. веса листа
Воды в процентах от сухого веса листа . .	219,9 ± 4,4	167,3 ± 3,3	136,5 ± 2,5	95,5 ± 3,4	58,8
Дефицит воды в процентах от исходного запаса воды в листьях	2,2 ± 0,4	28,0 ± 1,8	41,1 ± 0,8	53,7 ± 2,8	76,1
Количество поглощ. CO_2 в миллиграммах					
на 1 кв. дециметр листовой поверхности	20,4 ± 1,5 (100%)	32,5 ± 2,3 (159,3%)	15,3 ± 1,9 (75%)	6,3 ± 1,2 (30,9%)	0,0
на 1 *г* сухого веса листа	50,3 ± 4,1	73,3 ± 6,0	31,7 ± 4,5	16,4 ± 2,7	0,0
на 1 *г* сырого веса листа	15,7 ± 1,2	28,4 ± 1,8	13,4 ± 1,7	8,4 ± 1,4	0,0

На основании данных, сведенных в таблице 9, составлен график 1, ясно представляющий ход изменения интенсивности ассимиляции CO_2 и показателей, характеризующих водный режим листьев, в зависимости от степени подсушивания последних.

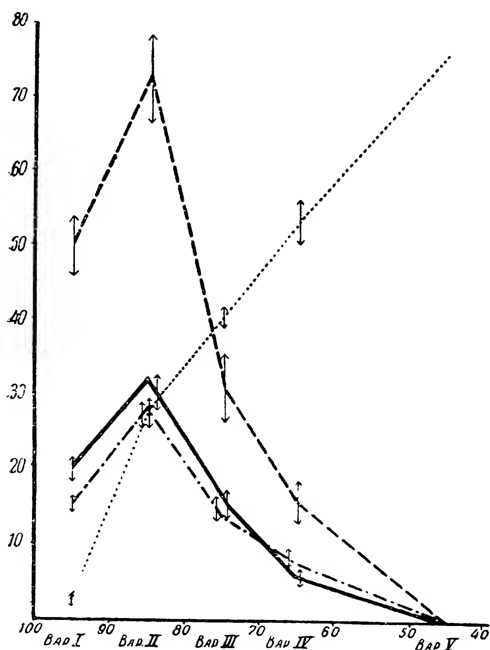


График 1. Сплошная жирная линия показывает ход изменения интенсивности поглощения CO_2 в пересчете на единицу площади листа; пунктирная линия (из черточек) показывает то же, но в пересчете на единицу сухого веса; вторая пунктирная линия (из точек и черточек) показывает ход изменения интенсивности поглощения CO_2 в пересчете на единицу сырого веса. Третья пунктирная линия (из точек) показывает ход водного дефицита в листьях при пересчете в процентах от исходного запаса воды в листьях. По горизонтальной оси отложен сырой вес листьев в процентах от насыщенного веса.

Из таблицы 9 и графика 1 видно, что интенсивность ассимиляции, какой бы способ ее вычисления ни применялся, обнаруживает максимум при некотором водном дефиците, равном 10—20% от насыщенного сырого веса листа или около 28% от исходного запаса воды в листьях. Таким образом наши данные опровергают предположение Вальтера, что повышение интенсивности ассимиляции при некотором водном дефиците есть только кажущееся, основанное на неправильном способе расчета интенсивности ассимиляции, и подтверждают данные Бриллиант, которая, как уже отмечалось выше, нашла для плюща аналогичную зависимость: нахождение максимума ассимиляции при некотором небольшом водном дефиците в листьях, в ее опытах равном 15—25% от сырого насыщенного веса листа.

Интересно в связи с этим отметить, что водный баланс листьев яблони, снятых с дерева в 7 час. утра в июле, характеризовался небольшим водным дефицитом (4—7% от сырого насыщенного веса листа и 5—12% от запаса воды в листьях при полном насыщении), близким к тому, который определял в наших опытах максимальную интенсивность фотосинтеза.

Казань. Бот. кабинет
Татарского педагогического ин-та.
Июнь — декабрь 1934.

A. M. ALEXEEW

Zur Frage über den Einfluss des Wassergehaltes der Blätter auf die Kohlensäureassimilation

Zusammenfassung

Als Versuchsobjekt dienten die Blätter des Apfelbaumes. Um ein gewisses Wasserdefizit in den Blättern zu erhalten, wurden dieselben während einer verschiedenen Zeitdauer in Exsikkatoren über einer konzentrierten Schwefelsäurelösung gehalten. Ihr so erhaltenes Frischgewicht wurde in Prozenten des Frischgewichtes der mit Wasser völlig gesättigten Blätter ausgedrückt. Um eine volle Sättigung der Blätter zu erhalten

wurden dieselben mit den Blattstielen ins Wasser getaucht und in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume solange gehalten bis sie ein konstantes Frischgewicht erreicht hatten.

Die Kohlensäureassimilation wurde nach der gasometrischen Methode im Luftstrome bestimmt. Als Maass für die Intensität der Assimilation wurde die Quantität des Kohlendioxydes (in mgr.), die in einem bestimmten Zeitabschnitte (30 Minuten) durch die Blätter absorbiert war, benutzt. Nach der Beendigung des Assimilationsversuches wurden die Blätter getötet und getrocknet um ihr Trockengewicht zu bestimmen.

Die wichtigsten Versuchsergebnisse sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

Exponenten, die den Wassergehalt d. Blätter und die Intensität d. Kohlensäureassimilation charakterisieren	Variant I. Das Frischgewicht d. Bl. beträgt 100—90% d. Frischgewichtes der mit Wasser gesättigten Blätter	Variant II. Das Frischgewicht d. Bl. beträgt 90—80% d. Frischgewichtes der mit Wasser gesättigten Blätter	Variant III. Das Frischgewicht d. Bl. beträgt 80—70% etc.	Variant IV. Das Frischgewicht d. Bl. beträgt 60—50% etc.	Variant V. Das Frischgewicht d. Bl. beträgt 40% etc.
Wassergehalt in Prozenten des Trockengewichtes der Blätter . .	219,9 ± 4,4	167,3 ± 3,3	136,5 ± 2,5	95,5 ± 3,4	58,8
Wasserdefizit in Prozenten des Wasserquantums der mit Wasser gesättigten Blätter . . .	2,2 ± 0,4	28,0 ± 1,8	41,1 ± 0,8	53,7 ± 2,8	76,1
Quantität des absorbierten Kohlendioxydes in mgr:					
berechnet auf 1 dm^2 der Blattfläche	20,4 ± 1,5 (100%)	32,5 ± 2,3 (159,3%)	15,3 ± 1,9 (75%)	6,3 ± 1,2 30,9%	0,0
berechnet auf 1 *g* des Trockengewichtes der Blätter	50,3 ± 1,1	73,3 ± 6,0	31,7 ± 4,5	16,4 ± 2,7	0,0
berechnet auf 1 *g* des Frischgewichtes der Blätter	15,7 ± 1,2	23,4 ± 18	13,4 ± 1,7	8,4 ± 1,4	0,0

Aus den angeführten Daten sieht man, dass die Kohlensäureassimilation ihr Maximum bei einem gewissen Wasserdefizit in den Blättern, welches gleich 10—20% des Frischgewichtes oder 28% des Wasserquantums der mit Wasser gesättigten Blätter ist, erreicht. Von da an sinkt die Intensität der Kohlensäureassimilation rasch mit der Abnahme des Wassergehaltes der Blätter (S. Abb. 1.).

Kazan.
Botanisches Kabinet
des Tatarischen Pedagogischen Institutes.

Juni — Dezember 1934.

И. Т. ВАСИЛЬЧЕНКО

О прорастании семян жень-шеня — Panax Ginseng C.A.M.

С 1 рисунком

(Получено 2/V 1935)

Знаменитый жень-шень „корень-человек,“ „корень жизни“ — *Panax Ginseng* C. A. M. — описан К. А. Мейером еще в 1842 г.[1] Но до сих пор, несмотря на широкую известность и большое экономическое значение, растение это не может считаться достаточно хорошо изученным, в частности в отношении сохранения всхожести его семенами, а также их прорастания. В свое время Регель[2] жаловался, что все присылаемые ему семена жень-шеня оказывались невсхожими. Возможно, что это объясняется долгим сроком транспортирования семян, что приводило к потере ими всхожести, так как есть указания[3] на то, что семена аралиевых (к которым относится и *Panax Ginseng* C. A. M.) вообще очень быстро теряют всхожесть и сохраняют ее не дольше как до ближайшей весны. Как известно, культура жень-шеня на Дальнем Востоке (у нас и за рубежом — в Китае и Японии) происходит в настоящее время в довольно широких масштабах. Семена жень-шеня по данным Е. М. Игнатенко и М. А. Кузьменко[4] при заделке на глубину 2,5 *см* выходят на 15—20-й день после посева (при каких температурных и других условиях — неизвестно), но в опытной оранжерее акад. В. Л. Комарова в Ботаническом институте Академии наук СССР, где температура поддерживается зимой 2+4° — семена пролежали в почве 18 месяцев и лишь после этого проросли.

Таким образом в области биологии прорастания семян *Panax Ginseng* C. A. M. мы еще имеем ряд неосвещенных моментов. Вполне возможно, что биология прорастания семян дикого и культурного жень-шеня различна и что хранение семян в почве и вне ее неодинаковым образом отражается на их жизнеспособности.

Прорастают семена у *Panax Ginseng* C. A. M. подземно, т. е. при прорастании семядоли не выходят на поверхность почвы, а остаются под землею заключенными в семенную оболочку (рис. 1) и служат для высасывания запасных питательных веществ и проведения их к растущим частям зародыша. В начале прорастания из семени выходит наружу и углубляется в землю длинный, белый, почти неветвистый корешок, а затем показывается и стебелек, несущий на верхушке еще

[1] Repor. für Pharm. u. org. Chem. VII (1842), 516—528.
[2] Gartenflora (1862), 314.
[3] Hickel, R. Graines et plantules des arbres et arbustes (1914), 1857.
[4] Руководство по сбору, заготовке и консервировке лек. тех. сырья ДВК. Владивосток (1934).

неразвившийся и нерасправившийся первый лист в виде трех прижатых вверх чешуек.

Проростки вначале белые, но затем быстро краснеют, причем красноватая окраска особенно интенсивна в нижней части стебелька и более слаба в верхней, где под конец она совсем исчезает и стебелек становится чисто зеленым. Лист быстро расправляется и зеленеет. Он состоит из трех продолговато-яйцевидных яркозеленых листочков, из которых средний лишь немного крупнее боковых. Листочки по краю пильчато-зубчатые, причем верхушки зубчиков продолжаются в виде небольших светлых щетинок—волосков; подобные же волоски замечаются и сверху вдоль жилок листочков (в особенности среднего). Жилкование более заметно на верхней стороне листочков:

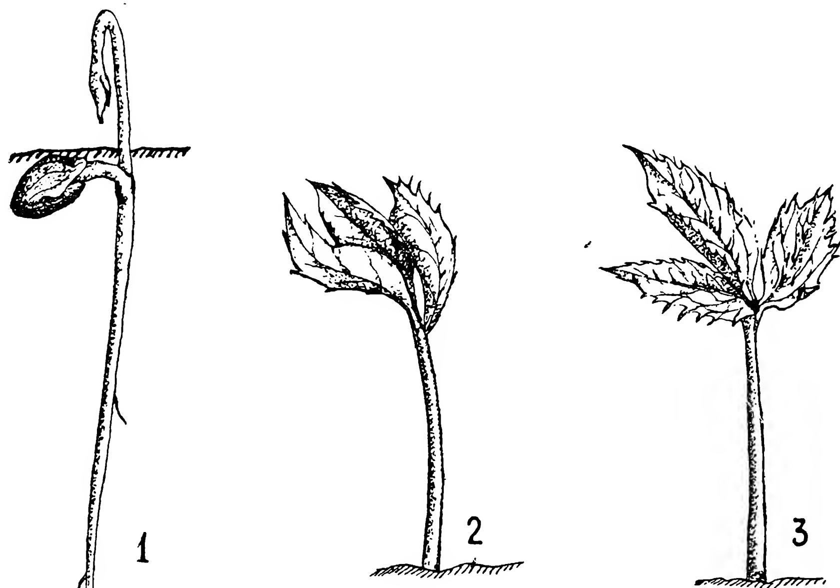


Рис. 1. Последовательные стадии произрастания семян *Panax Ginseng* C.A.M.: 1 — начало прорастания, 2—3 — позднейшее развитие проростка в первый месяц после начала прорастания. Ув. в 2 раза.

здесь видна тонкая выдающаяся средняя жилка, доходящая до верхушки листочка, от нее в стороны отходят косо вверх боковые жилки, доходящие до верхушки зубчиков края пластинки и дающие редкие петлистые боковые ответвления. По Игнатенко и Кузьменко (l. c.) в первый год растение достигает не более 5 *см*, в конце второго года вырастает до 12—51 *см* и образует два листа, третий лист обычно появляется лишь на третий год, и тогда же закладываются и цветы.

Морфология прорастания семян, как известно в ряде случаев, дает весьма ценные материалы для истории происхождения растений. У жень-шеня следует отметить подземное прорастание. В одной из своих предыдущих работ[1] я высказал предположение, что этот способ прорастания свойственен во многих случаях древним типам растений и притом происходящим из области древней мезофильной флоры северного типа („Флоры *Ginkgo*“ М. Г. Попова). В отношении ара-

[1] О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории происхождения (рук.).

лиевых мы имеем прямые указания,[1] что они сохранили несомненно многие древние черты и в настоящее время распространены главным образом в областях развития реликтовых флор. Таким образом есть основания и жень-шень отнести к одному из древних типов растений, связанных с мезофильной флорой третичного характера, и мое вышеприведенное предположение о подземном прорастании находит свое подтверждение на примере жень-шеня.

Кроме этого само медленное развитие растения из проросшего семени (как это имеет место у жень-шеня) по свидетельству акад. В. Л. Комарова наблюдается во многих случаях именно среди древних типов растений. Это положение может быть подтверждено целым рядом случаев (*Aconitum*, *Corydalis* и др.) и является новым примером важности исследования онтогенеза в филогенетических целях.

В заключение приношу искреннюю благодарность В. Л. Комарову и А. С. Лозинской за предоставление материала по прорастанию *Panax Ginseng* C. A. M.

I. T. VASSILCHENKO

On the germination of Panax Ginseng C. A. M. seeds.

Summary

The author gives some information on the germination of the seeds of *Panax Ginseng* C. A. M. received by Dr. V. L. Komarov from the Far East. On germinating of the seed the cotyledons remain in the ground, only the first trifoliate leaf which terminates the development of the plant in the first year appearing above ground.

The further development also proceeds very slowly. The character of growth and slow development as well as the distribution of *Panax Ginseng* in the region of moist forests of the tertiary type allow of refering *Panax Ginseng* C. A. M. to one of the ancient types of plants.

In conclusion the author expresses his thanks to Dr. V. L. Komarov and A. S. Losinskaya for having supplied him with the material used in the present investigation.

---

[1] Криштофович А. Н. Открытие древнейших двудольных покрыто-семянных и т. д. Изв. Геол. ком. 48 (1929), 9; он же. Курс палеоботаники (1933), 198; см. также Некрасова. В. Л. Обзор аралиевых СССР. Сов. ботаника 6 (1933), 84—100 Harms. *Araliaceae* in Engler u. Prantl, die nat. Pflanzenfamilien III (1898),8.

В. Г. АЛЕКСАНДРОВ и М. С. ЯКОВЛЕВ

Морфология зерна и строение эндосперма различных форм кукурузы — Zea mais L.

С 42 рисунками

(Получено 16/XII 1934)

Кукуруза является одним из древнейших и распространеннейших по земному шару культурных зерновых злаков. Отчасти вследствие сущности самой природы своей, отчасти же в связи с высокой степенью культурности, морфология кукурузы отличается большим разнообразием. Еще Стёртевент (Sturtevant, 1899) среди вида *Zea mais* L. выделил ряд хорошо морфологически очерченных групп кукурузы. Принципы группировки, положенные в основу Стёртевент, общеизвестны. Система его базируется преимущественно на особенностях морфологии, консистенции и отчасти строения эндосперма зерна. Хотя такой прием систематической диференцировки культурного растения на группы и отличается некоторой долей односторонности, но в применении именно к кукурузе он прекрасно расчленяет весьма характерные особенности той или другой сортовой группы растения. Поэтому-то группировка, предложенная Стёртевент, удержалась, как в науке так и в практике, еще до сих пор. В особенности — в практике.

Следовательно, особенности морфологии зерна и строения его эндосперма у кукурузы весьма характерны. Вся сумма этих черт имеет немалое значение как для систематики кукурузного растения, так и для целей промышленности. В мукомольном и крахмало-паточном производствах весьма считаются с рядом морфологических признаков зерна кукурузы как внешних, так и внутренних.

Секция кукурузы Всесоюзного института растениеводства (ВИР), с целью возможно более широкого и планомерного изучения этого важнейшего культурного растения, обратилась к другим секциям института с предложением комплексной проработки ряда вопросов общего и специального значения, имеющих отношение к систематике, культуре и промышленному использованию кукурузы. Базой для проработки должны служить мировые коллекции по кукурузе, собранные и классифицированные в секции кукурузы.

К числу секций, включившихся в комплексную обработку кукурузы, следует отнести и секцию анатомии.

В научно-производственных планах секции анатомии намечено исследование строения всех органов кукурузного растения, установление принципиальных черт структуры их на представителях всего мирового разнообразия *Zea mais* L. В первую очередь приступлено было к изучению зерна. В силу наибольшей хозяйственной значимости именно эндо-

сперма зерна, на него было обращено преимущественное внимание при развертывании исследований.

Исследование, результаты которого излагаются в этой статье, в значительной доле является методическим. В соответствии с этим при первых шагах анатомической проработки кукурузы было изучено строение эндосперма зерна сравнительно немногих форм кукурузы, по морфологии и качествам зерна хорошо отграниченных друг от друга и представляющих интерес с хозяйственной и промышленной точек зрения. В будущем наше исследование будет дополнено изучением других форм кукурузы более широкого систематического значения.

Какую же руководящую идею положили мы в основу методики изучения строения эндосперма зерна кукурузы?

Даже поверхностное предварительное ознакомление со строением эндосперма не только кукурузы, но и других злаков, убеждает, что в различных местах своих эндосперм каждого зерна построен не совсем одинаково. Особенно это имеет отношение к морфологии и структуре крахмальных зерен.

Мангельсдорф (Mangelsdorf, 1926) отмечает, что в зернах некоторых форм кукурузы клетки верхних участков эндосперма при созревании скоро бывают совершенно набиты крахмальными зернами, а клетки нижних, базальных, участков сравнительно долго остаются прозрачными, пустыми по отношению к крахмалу. Такая неодинаковость заполнения крахмальными зернами различных участков эндосперма при формировании и созревании зерна сопряжена с неодинаковостью строения крахмальных зерен по эндосперму и в окончательно оформленном их состоянии, в зрелом зерне. На этот факт обратили внимание и Уейзеруэкс (Weatherwax, 1930) и в особенности Лампе (Lampe, 1931).

Лампе, в небольшой по объему, но весьма содержательной статье, излагает результаты своих, продолжавшихся около 6 лет, исследований над развитием и строением эндосперма различных типов зерна кукурузы.

Излагая результаты своего исследования, Лампе указывает, что существует постепенность в степени созревания клеток эндосперма. Начиная от зоны вверху эндосперма, где сравнительно очень рано выявляется максимум накопления крахмала (полисахаридов), к базальной части эндосперма содержание крахмала в клетках определенно уменьшается. Конечный базальный участок ткани эндосперма кукурузы заметно отстает в развитии от верхушки и до самой последней стадии созревания зерна почти не накопляет крахмала.

Вообще местоположение клетки в ткани эндосперма имеет не малое значение для того, в какой мере и как клетка будет заполнена крахмальными зернами. Даже больше того, самый состав крахмальных зерен, химическая структура составляющего их вещества крахмала, в разных местах эндосперма в некоторых случаях бывает несколько различен. Так, в зрелом зерне восковой кукурузы клетки центрального района верхушки эндосперма содержат крахмальные зерна так называемого воскового типа, окрашивающиеся от иода в красный цвет. Дальше от этого района, по мере удаления от него, в красно окрашивающихся от иода крахмальных зернах, в центре их, имеются уже пятна, окрашивающиеся от иода в голубой цвет, которые постепенно становятся все больше и больше. В базальной части эндосперма, и в особенности в непосредственной близи с алейроновым слоем, находятся мелкие зерна, окрашивающиеся в интенсивно голубой цвет.

В зернах сахарного и сахарно-воскового типов кукурузы в центральном районе верхушки эндосперма вместо зерен крахмала находятся шарики (globules) декстрина. В этих декстриновых тельцах часто во-

все не содержится твердого углевода. Но несколько отступя в какомлибо направлении от центрального района верхушки эндосперма, в декстриновых тельцах начинают появляться мелкие твердые зерна, развивающиеся совместно с декстриновым тельцем. Зерна эти в сахарной кукурузе есть крахмальные зерна, и в сахарно-восковой—восковой крахмал (эритродекстрин). Чем ближе к периферии эндосперма, тем больше образуется зерен твердого углевода в пластидах. Самые периферические клетки имеют пластиды, производящие лишь сложные крахмальные зерна.

Уейзеруэкс тоже указывает на неодинаковую диференциацию различных участков эндосперма одного и того же зерна кукурузы. Эта диференциация по заявлению Уейзеруэкс достигает значительно большей степени, чем обычно полагают.

Итак идея о разнообразии строения различных мест эндосперма одного и того же зерна кукурузы выдвинута и развита в специальной научной литературе с достаточной долей определенности.

Следовательно, дабы иметь истинное представление о строении эндосперма, его необходимо изучать топографически. Это положение справедливо по отношению к эндосперму каждого злака. Совершенно недопустимо в выводах о характере и особенностях строения хотя бы даже крахмалистой части эндосперма кукурузы, пшеницы, овса, риса и т. д. базироваться на изучении какого-либо одного участка его. Верхушка, базальная часть, периферия и центр эндосперма всегда во всяком зерне будут в той или другой степени отличаться друг от друга в деталях строения или распределения отложенных в клетках запасных веществ.

В нашем исследовании строения эндосперма различных форм кукурузы принцип топографического различия структуры ткани эндосперма одного и того же зерна был руководящим.

Опишем методику нашего исследования.

Методика сложностью не отличалась. Изучение строения эндосперма преимущественно проводилось на продольных разрезах зерна, а иногда и на поперечных срезах. Срезы делались так через середину зерна, рассекая также симметрично по медианной плоскости и зародыш (продольные), так и через верхние участки зерна (поперечные). Разрезались обычно или сухие зерна, или выдержанные 3-4 суток в парах воды в эксикаторе. На дно эксикатора наливалось некоторое количество воды, а зерно в мешочках помещалось на фарфоровой решетке довольно высоко над водой. Эксикатор закрывался крышкой.

К размягчению зерен в парах воды следует относиться осторожно и критически. Зерно живое. Более или менее продолжительное пребывание зерна в парах воды, обусловливающее постепенное разбухание его, пробуждает к деятельности ферменты зерна. В таком состоянии зерно по существу находится в стадии непосредственно перед прорастанием. Несомненно, даже хотя бы очень слабая деятельность ферментов зерна или же самое набухание его должны в некоторой доле изменить состояние и детали структуры тех или других клеток эндосперма по сравнению с клетками эндосперма зрелых покоящихся зерен. Поэтому мы, не забывая сего обстоятельства, стремились по возможности ограничивать время набухания зерна в парах воды, приступая к разрезам немедленно по достижении зерном достаточной, благоприятной для разрезов, консистенции. Кроме того мы всегда сравнивали структуру и состояние содержимого клеток эндосперма разбухших зерен с таковым зерен сухих.

Разрезав вдоль на две одинаковых половинки зерно или отрезав от него верхушку, приступали к изготовлению микроскопических срезов. Если нужно было получить срез всего зерна, от апекса до базиса с зародышем, срезы производились микротомом. Если же следовало ограничиться срезами каких-либо участков зерна, срезы производились от руки. Для срезов микротомом соответствующий материал заливался в парафин без всякой обработки, обычной в цитологической технике, только лишь с целью укрепления объекта на блоке. С сухих зерен срезы производились только рукой. При наличии хорошей бритвы, а также соответствующего навыка, ручные срезы могут быть получены такие же тонкие и ровные как и микротомные и не менее последних удобные для исследования. Ручные срезы ценны еще тем, что зерно для них могло быть не подвергаемо никакой предварительной обработке кроме получения плоскости для среза путем рассечения зерна.

Срезы рассматривались (в свеже-срезанном состоянии) или в воде, или в глицерине, или же с прибавлением слабого раствора J+JK. Раствор иод-иодистый калий кроме крахмальных зерен неплохо и с различной интенсивностью окрашивает белковые включения (алейроновые зерна) и прослойки протоплазмы между крахмальными зернами. Для включений протеиновой природы иногда применялась окраска густым раствором метиловой зелени с прибавлением уксусной кислоты. Клетки алейронового слоя еще обрабатывались раствором судан III по Тунманну (Tunmann, 1931).

Зарисовывание производилось при двух резко различных увеличениях.

Общее очертание разрезанного вдоль зерна (зародыш и эндосперм) передавалось при увеличении в 18 раз полусхематично. При этом роговидная часть эндосперма изображалась точками, а крахмалистая оставалась белой, ничем незакрашенной.

Детали структуры различных участков эндосперма зарисовывались при увеличении или 835 (окуляр ×5, объектив 1/12), или 2225 (окуляр ×13, объектив 1/12). Зарисовывание производилось на уровне стола, на котором расположен микроскоп.

При больших увеличениях зарисовывались следующие места эндосперма: 1) участок эндосперма, расположенный непосредственно под алейроновым слоем, на стороне зерна, противолежащей зародышу, на уровне верхней части щитка зародыша; 2) участок эндосперма, отстоящий на расстоянии одного поля зрения микроскопа от первого места зарисовки; 3) середина ткани эндосперма, обычно мучнистая.

Эти места выбраны после всестороннего и тщательного изучения строения эндосперма основных групп кукурузы. Именно этим участкам эндосперма свойственны наиболее характерные черты расположения и строения крахмальных зерен, присущие тем или другим сортам кукурузы.

Кроме отмеченных выше участков эндосперма зарисовывались и другие, у различных сортов кукурузы различные, представляющие какой-либо интерес в связи с развертыванием нашего исследования. Например детали строения содержимого клеток алейронового слоя у некоторых образцов кукурузы и т. п.

В нашем исследовании мы ограничились изучением диференциации структуры только эндосперма, как части зерна, имеющей наибольшее промышленное значение. Микроскопическому изучению строения различных органов зародыша должно быть посвящено особое исследование.

Обратимся к рассмотрению результатов нашего исследования.

Начнем с рассмотрения строения эндосперма крахмалистой кукурузы.

Представителем одного из крахмалистых сортов кукурузы является сорт „Айвори-Кинг“. Согласно исследованиям Чекотило (1925) „Айвори-Кинг“ есть лучший сорт из всех испытанных им для получения крахмала при крахмало-паточном производстве. Зерна „Айвори-Кинг“ быстро размокают, легко размельчаются и весьма богаты крахмалом высокого качества.



Рис. 1. Продольный медианный разрез зерна крахмалистой кукурузы, сорта „Айвори-Кинг“ (К. 6623). Вся ткань эндосперма мучнистая. Роговидная ткань эндосперма расположена очень тонкой полоской по периферии.

Abb. 1. Medianer Längsschnitt eines Korns von Stärke-Mais der Sorte „Ivory King“ (K. 6623). Das ganze Endospermgewebe ist mehlig. Das Horngewebe des Endosperms ist als sehr dünner Streifen an der Peripherie gelagert.

На рис. 1 изображен продольный медианный разрез зерна „Айвори-Кинг“ (К. 6623—№ каталога секции кукурузы ВИР).

Роговидная часть зерна выражена очень слабо, она едва заметна по периферии, а у некоторых зерен совершенно исчезает. В центре зерна видна воздушная полость, повидимому образующаяся при высыхании зерна [1] как отчасти следствие значительной рыхлости центрального района эндосперма. Зерно типично крахмалистое.

Мы не будем с излишней для цели нашего исследования подробностью распространяться о морфологических признаках зерна того или другого сорта кукурузы. Общая экспрессия о характере основных черт морфологии, связанных со структурою эндосперма и расположением и мощностью зародыша зерна, достаточно хорошо по нашему мнению представлена рисунками медиальных продольных разрезов.

Разберем детали структуры эндосперма „Айвори-Кинг“ (К. 6623).

На рис. 2 изображен фрагмент эндосперма зерна „Айвори-Кинг“, периферического участка, расположенного против верхнего конца щитка зародыша.

Наружный слой клеток, алейроновый, изображен нами незаполненным содержимым. К рассмотрению некоторых особенностей содержимого клеток алейронового слоя мы вернемся несколько ниже. Следующий за алейроновым слой клеток по своей морфологии резко отличается от первого. Клетки этого слоя мелкие, сплюснутые в тангентальном направлении, относительно весьма тонкостенные. Полости рассматриваемых клеток заполнены мелкими алейроновыми зернами, среди их мелкозернистой массы рассеяны группы мелких крахмальных зерен. В данном случае масса алейроновых зерен значительно преобладает над массою крахмальных зерен. Следующий, третий от периферии эндосперма, слой состоит из клеток значительно более крупных чем второй, с явным преобладанием массы крахмальных зерен над отложениями протеиновых веществ. Крахмальные зерна этих клеток своими размерами во много раз превосходят величину крахмальных зерен второго слоя, плотно сомкнуты друг с другом и почти набивают полость клетки. Форма крахмальных зерен второго и третьего слоев эндосперма многогранная.

---

[1] Но возможно, что полость эта возникает и не вследствие высыхания зерна. Крахмальные зерна в клетках, ограничивающих полость, очень мелкие по сравнению с крахмальными зернами в соседних клетках эндосперма.

Согласно исследованиям Уейзеруэкса (1930), второй и третий слои эндосперма, непосредственно следующие за алейроновым слоем, по истории развития своего и по состоянию содержимого клеток подобны клеткам алейронового слоя и могут быть причислены к системе его. Следовательно онтогенетически в эндосперме кукурузного зерна алейроновый слой состоит не из одного ряда клеток, а из трех.

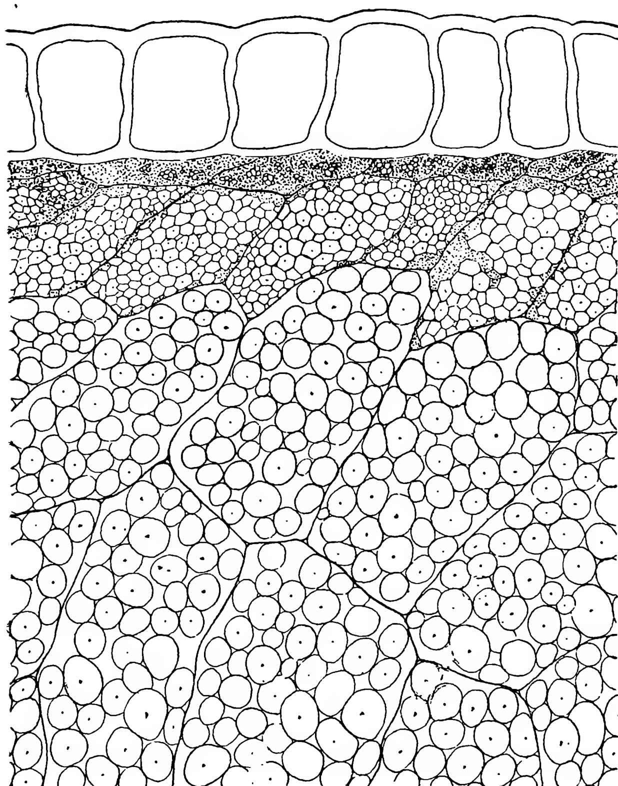


Рис. 2. Фрагмент продольного разреза эндосперма зерна „Айвори-Кинг" в месте, противоположном верхнему концу щитка зародыша. Под алейроновым слоем расположены два слоя клеток роговидной ткани с ограненными плотно сомкнутыми друг с другом крахмальными зернами. Глубже следуют клетки мучнистой ткани с округлыми рыхло расположенными друг относительно друга крахмальными зернами.

Abb. 2. Bruchstück eines Längsschnittes durch das Endosperm eines „Ivory-King"-Korns, an einer dem oberen Ende des Schildchens des Embryo entgegengesetzt liegenden Stelle. Unter der Aleuronschicht liegen zwei Zellschichten des Horngewebes mit fest aneinander gefügten kantigen Stärkekörnern. Tiefer folgt eine Schicht mehligen Gewebes mit rundlichen, lose gelagerten Stärkekörnern.

Все слои клеток, расположенные за третьим слоем вглубь ткани эндосперма в зерне крахмалистой кукурузы, построены совершенно однообразно. Только размеры клеток к центру ткани эндосперма становятся более крупными по сравнению с размерами клеток, расположенных ближе к периферии зерна. В центральных клетках эндосперма крахмальные зерна лишь относительно (в среднем) несколько крупнее крахмальных зерен более периферически расположенных клеток, т. е. в первых клетках в общем встречается большее количество крупных крахмальных зерен. На рис. 3 изображен фрагмент разреза центральной части ткани эндосперма зерна „Айвори-Кинг" ближе к воздушной полости (рис. 1).

Морфология крахмальных зерен во всех клетках эндосперма, исключая два слоя самых периферических крахмалоносных клеток, однотипна. Крахмальные зерна округлой или несколько овальной формы, рыхло расположены друг относительно друга, алейроновых зерен между ними не имеется (нет характерной зернистости). Пространство между зернами крахмала заполнено тяжами метаморфозированной протоплазмы, гомогенной структуры. Самые размеры крахмальных зерен в клетках основной массы эндосперма заметно больше размеров крахмальных зерен второго и третьего слоя клеток его.

Следовательно ткань эндосперма верхнего района зрелого зерна крахмалистой кукурузы в отношении формы и расположения крахмальных зерен, а также различия диференциации протеиновых отложений, расчленяется на три хорошо друг от друга отличающихся типа клеток. Первый тип, клетки алейронового слоя, в зрелом зерне крахмалистой кукурузы не содержат крахмальных зерен, полости клеток

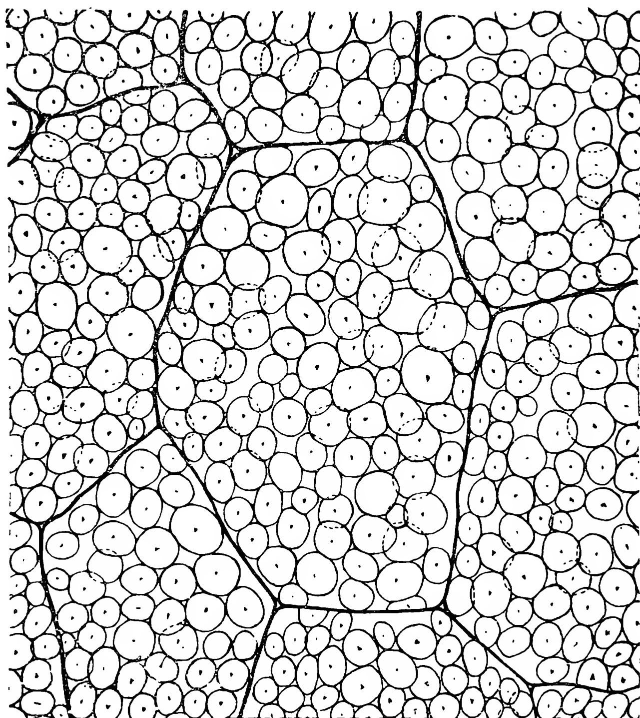


Рис. 3. Фрагмент центральной части эндосперма „Айвори-Кинг". Большие клетки мучнистой ткани рыхло наполнены округлыми однородными простыми крахмальными зернами.

Abb. 3. Bruchstück des zentralen Teiles des Endosperms von „Ivory-King". Die grossen Zellen des mehligen Gewebes sind mit rundlichen gleichartigen einfachen Stärkekörnern angefüllt.

заполнены алейроновыми зернами. Второй тип, клетки двух следующих за алейроновым слоев эндосперма, переходного характера. Клетки их содержат резко уменьшающуюся от более наружного к более внутреннему слою массу алейроновых зерен. Масса крахмальных зерен, наоборот, увеличивается. Все крахмальные зерна относительно мелкие, плотно сомкнуты друг с другом, угловатые, многогранные. Третий тип, вся остальная ткань эндосперма, не содержит алейроновых зерен, с крахмальными зернами более крупными нежели в двух первых слоях, округлыми, расположенными рыхло между собою.

Второй и третий слои клеток ткани эндосперма образуют роговидную часть его, в крахмалистой кукурузе очень тонкую. Следует отметить, что крахмальные зерна в клетках этих слоев плотно сомкнуты и многогранны не оттого, что они набивают полость клетки. В клетках второго слоя часто крахмальных зерен очень мало и они весьма мелкие.

Повидимому самый процесс образования крахмальных зерен в пластидах клеток этих двух слоев ткани эндосперма несколько иной нежели в клетках более внутренне расположенных. Возможно, что наличие алейроновых зерен каким-либо образом отражается на морфологии крахмальных зерен в таких клетках и на истории развития их.

Итак из рассмотрения строения одного лишь примера эндосперма зерна кукурузы обнаруживается, что морфология крахмальных зерен, отложенных в различных клетках ткани эндосперма, далеко не одинакова. Мы не можем согласиться с утверждением Рейхерт (Reichert), автора обширной монографии по крахмальному зерну (1913), что анатомическим путем существенных различий в морфологии крахмальных зерен эндосперма кукурузы не найти. Исследовав ряд разновидностей кукурузы, в результате, как общий вывод, Рейхерт пишет (стр. 356-357): „Зерна крахмала кукурузы отличаются между собой так мало и настолько неопределенно в общей сумме своих микроскопических признаков, что нет никакой возможности отличить их таким путем. Лишь только при помощи реагентов тщательное гистологическое исследование может принести какую-либо пользу". Только лишь за различного рода микрохимическими методами признает Рейхерт некоторое значение для диференциации крахмала кукурузы. Однако еще за 55 лет до Рейхерта выдающийся немецкий естествоиспытатель Негели (Naegeli, 1858) в своей монографии по крахмальному зерну указывал на значительное разнообразие морфологии крахмальных зерен у кукурузы (стр. 409). На заметные различия в морфологии крахмальных зерен у различных форм кукурузы указывает также и Уейзеруэкс (1923).

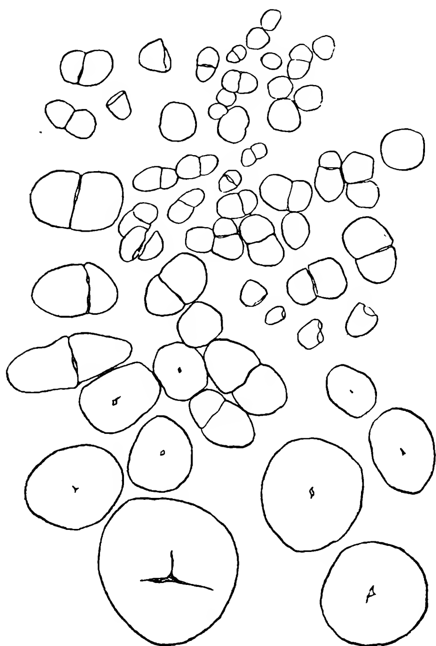


Рис. 4. Набор крахмальных зерен из эндосперма зерна крахмалистой кукурузы сорта „Хуторок" (К. 7185).

Abb. 4. Sortiment von Stärkekörnern aus dem Endosperm von Stärkemais der Sorte „Chutorok" (K. 7185).

На рис. 4 нами изображен набор крахмальных зерен из различных участков эндосперма одного и того же зерна одной из крахмалистых кукуруз (К. 7185, сорт „Хуторок", Армавирской опытной станции). Разнообразие как по форме, так и по величине крахмальных зерен вполне определенно выраженное. Между тем, как будет видно из дальнейшего изложения результатов нашего исследования, крахмалистые сорта кукурузы отличаются наибольшим однообразием строения и диференциации содержимого клеток ткани эндосперма. Поэтому едва ли на базе такого богатства морфологии крахмального зерна кукурузы вообще нельзя подметить тех черт в облике и величине крахмальных зерен, которые будут характерны для каждой формы или сорта.

Насколько значительно диференцирован крахмал в эндосперме зерна кукурузы, настолько мало заметно различий в морфологии

алейроновых зерен даже в клетках алейронового слоя, где алейроновые зерна особенно хорошо выражены. Но и здесь, при внимательном исследовании, можно найти признаки, сочетанные в иной группировке, достаточно характерные для той или другой формы.

Известно, что содержимое клеток алейронового слоя, кроме большого процента протеина, отличается присутствием относительно довольно большого количества масла. Значительно меньше масла во втором слое клеток эндосперма, еще меньше в третьем, а в остальной массе ткани эндосперма масла практически совсем нет у кукурузы. Наши исследования показали, что содержание масла в клетках алейронового слоя различных форм кукурузы может быть достаточно

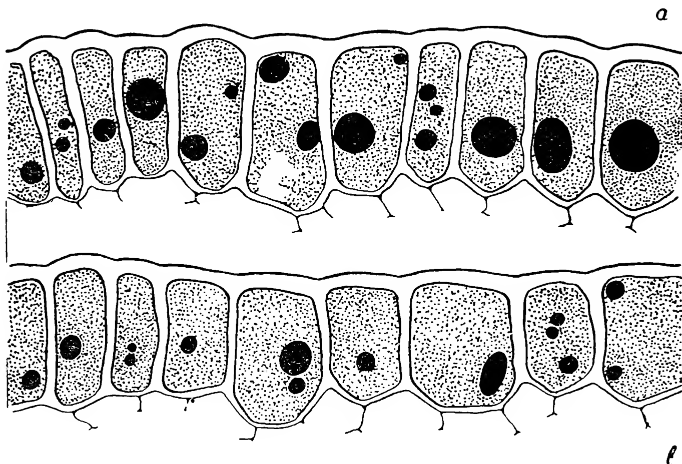


Рис. 5. Фрагменты алейронового слоя сорта „Айвори-Кинг" от зерен растений, выращенных в различных местах. Различно содержание масла в клетках алейронового слоя. Срезы обработаны раствором судан III.

Abb. 5. Bruchstück der Aleuronschicht der Sorte „Ivory-King", aus den Körnern von an verschiedenen Orten gewachsenen Pflanzen. Der Ölgehalt in den Zellen der Aleuronschicht ist verschieden. Die Schnitte sind mit Sudanlösung III bearbeitet.

показательным признаком из системы признаков, диференцирующих одну форму от другой. Даже больше того, различия в экологии мест произрастания одного и того же сорта вызывают уже заметные различия в содержании масла в клетках алейронового слоя.

Для выявления масла в клетках алейронового слоя мы срезы из соответствующих мест эндосперма обрабатывали раствором судан III, приготовленным по Тунманну. Масло в клетках рассеяно в виде тончайшей эмульсии, пронизывающей протоплазматическое содержимое. То, что мы видим на препаратах после обработки объекта тем или другим реактивом или краской, во всех случаях является уже так называемым артефактом, конечно, в зависимости от реактива в большей или меньшей степени. Естественного состояния масла в клетке мы разумеется не видим. Довольно грубо нарушает естественное состояние масла и такой общераспространенный реактив на него, как судан III в спиртово-глицериновой среде. Обработанное суданом масло выходит из состояния тонкой эмульсии и сливается в большие капли. Тем не менее величина капель масла и их обилие, будучи теснейшим образом увязаны с количеством

масла в клетке, вообще могут служить признаками для диференциации.

Все фрагменты, изображающие клетки алейронового слоя, срисованы со срезов, полученных из участков эндосперма, расположенных против верхнего конца щитка зародыша.

На рис. 5 изображены фрагменты алейронового слоя сорта „Айвори-Кинг" из зерен растений, выращенных в двух различных местах. Фрагмент *a* — от растения, выращенного в Днепропетровской области (ст. Синельниково, К. 7175), фрагмент *b* — с Южной зональной станции (К. 7177). Капли масла на наших рисунках показаны в виде черных капель. Различия хорошо видны из рисунка.

Кроме различий в содержании масла в клетках алейронового слоя самая морфология этих клеток у различных форм кукурузы вполне отчетливо отличается друг от друга. Несколько различно диференцируется также и масса алейроновых зерен в клетках. Различия последнего порядка конечно очень тонкие. Мы на них подробно останавливаться не будем, но при дальнейшем изложении результатов исследования по возможности отметим.

На рис. 6 изображен фрагмент алейронового слоя крахмалистой кукурузы сорта „Хуторок" (К. 7185, Армавирская опытная станция). Масла под влиянием действия судана III выявляется немного. Но белковое содержимое, в отличие от сорта „Айвори-Кинг", у сорта „Хуторок" очень мелкозернистое. Особенно бросается в глаза различие в морфологии клеток алейронового слоя. У сорта „Хуторок" клетки алейронового слоя более вытянутые и узкие чем у сорта „Айвори-Кинг".

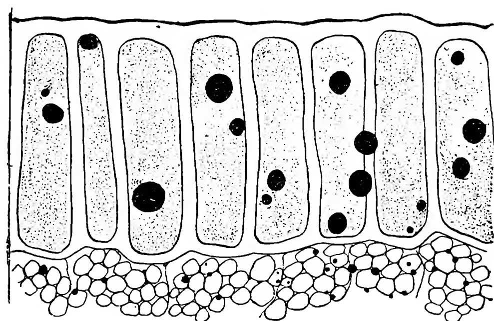


Рис. 6. Фрагмент алейронового слоя зерна сорта „Хуторок". Срез произведен в месте, противоположном верхнему концу щитка зародыша.

Abb. 6. Bruchstück der Aleuronschicht eines Korns der Sorte „Chutorok". Der Schnitt ist an einer dem oberen Ende des Schildchens des Embryo entgegengesetzten Stelle ausgeführt.

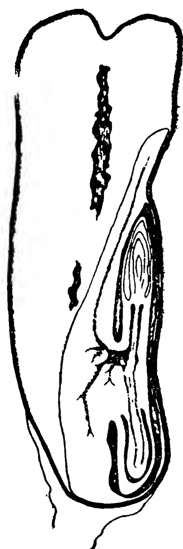


Рис. 7. Продольный медианный разрез зерна крахмалистой кукурузы сорта „Mais Blanco" (Перу. К. 3778). Сильно выраженная крахмалистость.

Abb. 7. Medianer Längsschnitt durch das Korn von Stärkemais der Sorte „Mais Blanco" (Peru. K. 3778) ausgeführt. Stärkehaltigkeit scharf ausgeprägt.

Рассмотрим еще один пример крахмалистой кукурузы.

Образцом своеобразной и интересной крахмалистой кукурузы является сорт „Mais Blanco" из Перу. Крахмалистость в зернах его выражена с большой подчеркнутостью. Периферический роговидный

слой нередко бывает распространен не по всей поверхности зерна. Только местами в таких случаях встречаются тонкие периферические участки роговидного эндосперма. Есть зерна почти совсем без этих участков. Однако местами участки роговидного эндосперма достигают заметной толщины.

Зерна сорта „Mais Blanco“ (К. 3778) плоские, большие, значительно крупнее зерен сорта „Айвори-Кинг“. На рис. 7 изображен

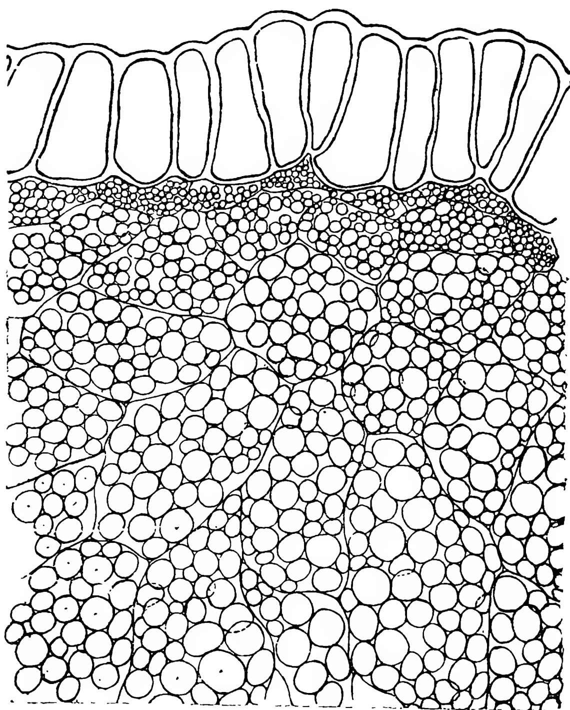


Рис. 8. Фрагмент продольного разреза зерна „Mais Blanco“ в месте ямки, расположенной на верхушке зерна. Все крахмальные зерна округлые простые, различаются только по величине.

Abb. 8. Bruchstück eines Längsschnittes durch das Korn von „Mais Blanco“ an der Stelle des an der Spitze des Korns gelegenen Grübchens. Alle Stärkekörner sind rundlich, einfach und unterscheiden sich nur durch ihre Grösse.

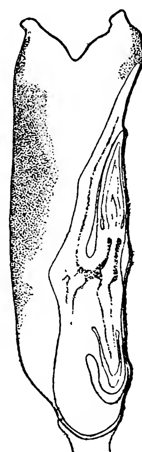


Рис. 9. Продольный медианный разрез зерна зубовидной кукурузы сорта „Booncounty“ (7223). Роговидная ткань эндосперма, изображенная на рисунке точками, расположена со всех сторон верхушечной ямки по периферии зерна до границы с зародышем.

Abb. 9. Längsschnitt durch das Korn von Pferdezahnmais der Sorte „Booncounty“ (7223). Das Horngewebe des Endosperms (auf Abbildung punktiert) umlagert von allen Seiten das Spitzengrübchen von der Peripherie des Korns bis an die Grenze des Embryo.

медианный продольный разрез зерна „Mais Blanco“ (ср. с рис. 1).

При наличии рогового слоя строение участков эндосперма сорта „Mais Blanco“, противоположных верхнему концу щитка зародыша, мало чем отличается от строения ткани эндосперма сорта „Айвори-Кинг“. Но у сорта „Mais Blanco“ на верхушке зерна образуется характерная ямка, придавая этому сорту черты, напоминающие сорта зубовидных кукуруз. В области ямки совершенно нет роговидного эндосперма. На рис. 8 изображен фрагмент периферического участка ткани эндосперма сорта „Mais Blanco“ в области ямки, на дне ее. Некоторые клетки алейронового слоя в разрезе трехгранной формы, уклоняющейся от типичной четырехугольной, повидимому,

в связи с формированием ямки. Крахмальных зерен с морфологией, присущей крахмальным зернам рогового слоя эндосперма, нет. Мелкие округлые крахмальные зерна второго слоя ткани эндосперма довольно плавно переходят в крупные крахмальные зерна глубже расположенных слоев.

Центральная часть ткани эндосперма зерна сорта „Mais Blanco“ совсем не отличается по состоянию и морфологии содержимого клеток от центральной части эндосперма „Айвори-Кинг“. Только форма клеток несколько иная. У сорта „Mais Blanco“ клетки более вытянуты, прямоугольные.

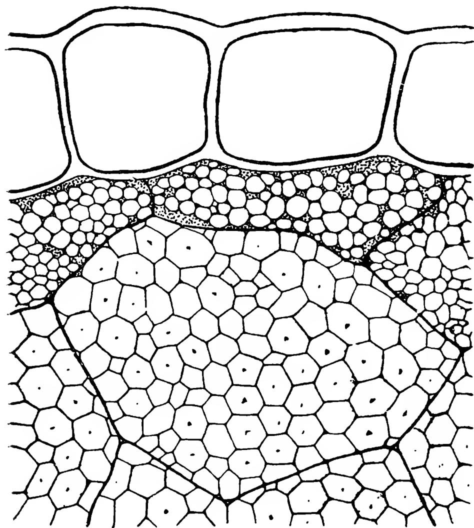


Рис. 10. Фрагмент продольного разреза эндосперма „Booncounty“ в месте, противоположном верхнему концу щитка зародыша. Видно строение периферического района роговидной ткани эндосперма.

Abb. 10 Bruchstück eines Längsschnittes durch das Endosperm von „Booncounty“ an einer dem oberen Ende des Schildchens des Embryo entgegengesetzten Stelle. Der Bau des peripheralen Gebietes des Horngewebes des Endosperms ist sichtbar.

Перейдем к зубовидным кукурузам.

Одним из распространеннейших и промышленно значительных сортов зубовидной кукурузы является сорт „Бунконти“ (Booncounty). На рис. 9 изображен медианный продольный разрез зерна этого сорта кукурузы (К. 7223).

Роговидная часть ткани эндосперма и ямка на верхушке зерна у сорта „Бунконти“ выражены хорошо. В области ямки роговидной ткани нет, но вокруг ямки по периферии зерна роговой слой развит вполне отчетливо и распространен как с передней, так и задней сторон зерна.

Строение ткани эндосперма зерна сорта „Бунконти“ на дне ямки такое же как и у сорта „Mais Blanco“. Только клетки алейронового слоя не так сильно вытянуты, в разрезе почти квадратные. Морфология крахмальных зерен совершенно такая же. Так же, начиная с очень мелких, ближайших к периферии, крахмальные зерна вглубь ткани эндосперма постепенно увеличиваются в размерах. Всюду крахмальные зерна округлые, рыхло расположенные.

Более своеобразны те участки эндосперма, где хорошо выражена роговая ткань. На рис. 10 изображен фрагмент периферической части ткани эндосперма сорта „Бунконти“ (К. 7223) на стороне, противоположной зародышу.

Клетки алейронового слоя в разрезе квадратные. Крахмальные зерна второго слоя эндосперма в одних клетках расположены рыхло, в других более плотно. У рыхло расположенных крахмальных зерен очертания несколько более округлые по сравнению с зернами, плотно прижатыми друг к другу, которые угловаты, многогранны.

Крахмальные зерна более глубоко расположенных слоев очень плотно набиты в клетке, многогранные, угловатые. Вся роговидная часть эндосперма зубовидной кукурузы состоит из клеток, плотно наполненных многогранными крахмальными зернами. Ближе к центру эндосперма, как общее правило, клетки и заполняющие их крахмаль-

ные зерна становятся все крупнее, но морфология крахмальных зерен роговидной части ткани эндосперма остается такою же, как и в более периферических слоях. На рис. 11 изображен фрагмент роговидной ткани эндосперма из района, ближайшего к центру.

Итак и у крахмалистой и у зубовидной кукурузы в роговидной части эндосперма, как бы она незначительна по своему развитию ни была, крахмальные зерна имеют один и тот же характер, всюду они многогранные, угловатые, обычно плотно прижаты друг к другу. На своеобразную морфологию крахмальных зерен роговидной части эндосперма в научной литературе указывалось неоднократно. Как мы уже указывали выше, интересно то, что многогранность крахмальных зерен повидимому не связана с обязательным плотным заполнением крахмальными зернами всей полости клетки. Иногда крахмальных зерен бывает в клетке очень немного, но форма их остается угловатой. Следовательно одним взаимным давлением крахмальных зерен друг на друга возникновения таких крахмальных зерен не объяснить. Вопрос еще далеко не выяснен. Во всяком случае свойства крахмальных зерен роговидной части эндосперма несколько иные, чем крахмалистой.

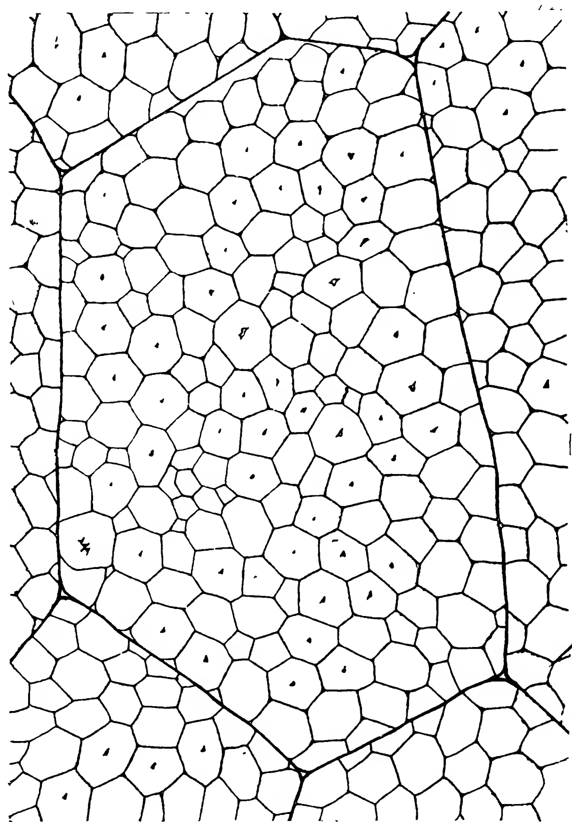


Рис. 11. Фрагмент центральной части роговидной ткани эндосперма „Booncounty". Крупные тонкостенные клетки сплошь забиты ограненными многоугольными простыми крахмальными зернами.

Abb. 11. Bruchstück des zentralen Teils des Horngewebes des Endosperms von „Booncounty". Die grossen dünnwandigen Zellen sind vollständig mit kantigen polygonalen einfachen Stärkekörnern angefüllt.

Образцами других сортов зубовидной кукурузы являются сорта „Миннезота" — 13 и 23.

Морфология зерна сортов „Minnesota 13. Special" (К. 5798) и „Minnesota 13. Extra" (К. 6089) такая же, как и „Бунконти". Только размеры зерна сортов „Миннезота" крупнее. Ямка на верхушке зерна, мощность и в особенности расположение роговидных участков ткани эндосперма почти одинакового характера.

Поэтому мы рассмотрим только детали диференциации морфологии крахмальных зерен у сортов „Миннезота 13" — „Special" и „Extra".

На рис. 12 изображен набор крахмальных зерен сорта „Special" из клеток, расположенных вслед за алейроновым слоем, в роговидной части эндосперма, напротив верхнего конца щита зародыша. Бросается

в глаза значительное разнообразие крахмальных зерен. Наряду с простыми крахмальными зернами, округлыми или многогранными, встречаются сложные, состоящие из двух, трех и пяти долек. Несколько отступя от крайнего периферического района эндосперма, даже не больше как на одно поле зрения, размеры крахмальных зерен сильно увеличиваются, сложные зерна отсутствуют (рис. 13). Резко выражена многогранность и равномерность зерен.

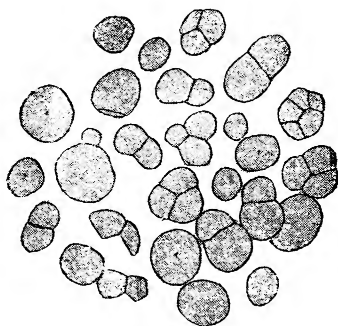


Рис. 12. Набор крахмальных зерен из периферического района роговидной ткани эндосперма сорта „Minnesota 13. Special" (К. 5798).

Abb. 12. Sortiment von Stärkekörnern aus dem peripheralen Gebiet des Horngewebes des Endosperms der Sorte „Minnesota 13. Special" (K. 5798).

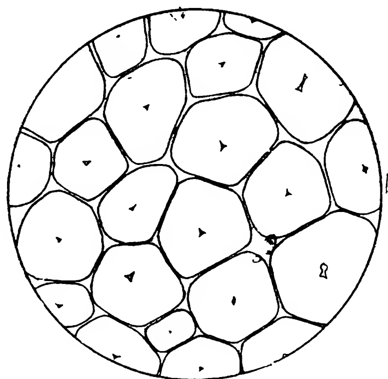


Рис. 13. Фрагмент центральной части роговидной ткани эндосперма сорта „Minnesota 13. Special". Крахмальные зерна ограненные и плотно сомкнуты.

Abb. 13. Bruchstück des zentralen Teils des Horngewebes des Endosperms der Sorte „Minnesota 13. Special". Die Stärkekörner sind kantig und fest zusammengeschlossen.

В мучнистой части эндосперма крахмальные зерна расположены рыхло по отношению друг к другу, становятся более округлыми в очертаниях чем в роговидной части. Наряду с крупными крахмальными зернами встречаются более мелкие, образовавшиеся повидимому вследствие распада сложных зерен, которые изредка и наблюдаются (рис. 14).

Крахмальные зерна сорта „Миннезота" 13 — „Extra" отличаются от сорта „Special" меньшим разнообразием. Так в периферической части роговидной ткани эндосперма, непосредственно под алейроновым слоем, крахмальные зерна в большинстве или простые, или двойные, редко — тройные (рис. 15). Зерен, состоящих из пяти долек, почти не встречается. Более глубокая часть роговидной ткани эндосперма содержит такие же многогранные и плотно сомкнутые крахмальные зерна, как и у сорта „Special", но с заметным присутствием двойных и даже тройных зерен (рис. 16 изображен с участка эндосперма, отстоящего от участка, переданного рис. 15, на одно поле зрения).

Крахмалистая часть эндосперма зерна сорта „Миннезота 13"—„Extra" отличается относительно большим однообразием морфологии крахмальных зерен. Крахмальные зерна мельче, чем у сорта „Special", но так же рыхло расположены друг относительно друга в полости клеток (рис. 17).

Зерна „Миннезота 13" получены с Южной зональной опытной станции.

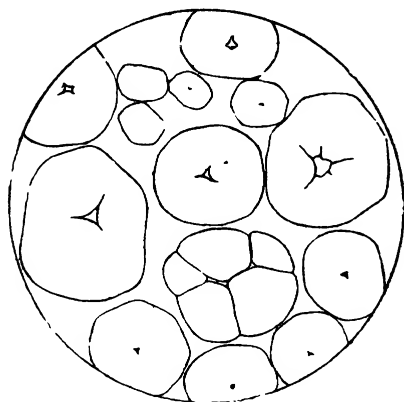


Рис. 14. Набор крахмальных зерен из мучнистой ткани эндосперма „Minnesota 13. Special“. Крахмальные зерна округлые. Встречаются сложные зерна.

Abb. 14. Sortiment von Stärkekörnern aus dem mehligen Gewebe des Endosperms der Sorte „Minnesota 13. Special“. Die Körner sind rundlich; zusammengesetzte Körner kommen vor.

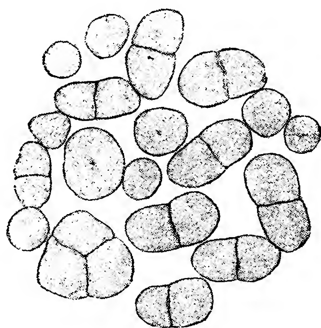


Рис. 15. Набор крахмальных зерен из периферического района роговидной ткани эндосперма сорта „Minnesota 13. Extra“ (K. 6089).

Abb. 15. Sortiment von Stärkekörnern aus dem peripheralen Gebiet des Horngewebes des Endosperms der Sorte „Minnesota 13. Extra“ (K. 6089).

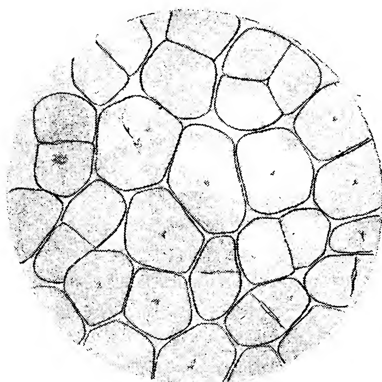


Рис. 16. Фрагмент центральной части роговидной ткани эндосперма сорта „Minnesota 13. Extra“. Встречаются двойные и тройные крахмальные зерна.

Abb. 16. Bruchstück des zentralen Teils des Horngewebes des Endosperms der Sorte „Minnesota 13. Extra“. Doppelte und dreifache Stärkekörner kommen vor.

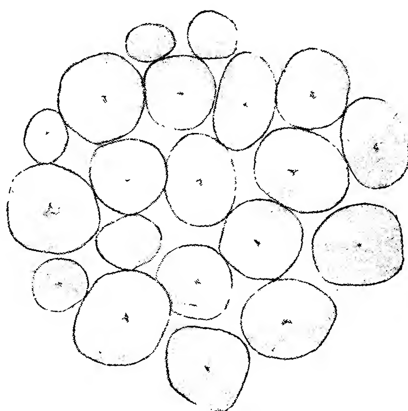


Рис. 17. Набор крахмальных зерен из мучнистой ткани эндосперма „Minnesota 13. Extra“.

Abb. 17. Sortiment von Stärkekörnern aus dem mehligen Gewebe des Endosperms der Sorte „Minnesota 13. Extra“.

Зерно сорта „Миннезота 23“ (К. 7220, с Армавирской опытной станции) отличается от сортов „Миннезота 13“ менее выраженной зубовидностью, т. е. ямка на верхушке зерна не так глубока. Но распределение роговидной ткани по эндосперму почти такое же. На рис. 18 изображен продольный медианный разрез зерна „Миннезота 23“ (К. 7220).

В периферических районах роговидной ткани эндосперма этого сорта, непосредственно под алейроновым слоем, сложных крахмальных зерен много, встречаются даже зерна, состоящие из семи долек (рис. 19). Сложных крахмальных зерен больше, чем простых, одиночных. Несомненно в способности создавать сложные крахмальные зерна обнаруживаются какие-то специфические свойства пластид или всей клеточной среды. Чтобы хотя несколько ближе подойти к пониманию этого явления, следует изучить образование крахмальных зерен в формирующемся эндосперме.

Рис. 18. Продольный медианный разрез зерна зубовидной кукурузы сорта „Minnesota 23“ (К. 7220).

Abb. 18. Medianer Längsschnitt durch ein Korn von Pferdezahnmais der Sorte „Minnesota 23“ (K. 7220).

Морфология крахмальных зерен сорта „Миннезота 23“ в глубоких районах роговой ткани эндосперма, а также в мучнистой части его, мало отличается от того, что было нами показано для сортов „Миннезота 13“. В роговой ткани крахмальные зерна плотно сомкнуты, ограненные, равномерны и весьма однородные, сложных зерен повидимому совсем не имеется. В мучнистой части эндосперма крахмальные зерна рыхло расположены друг относительно друга и разнообразны по размерам; среди очень крупных крахмальных зерен есть очень мелкие.

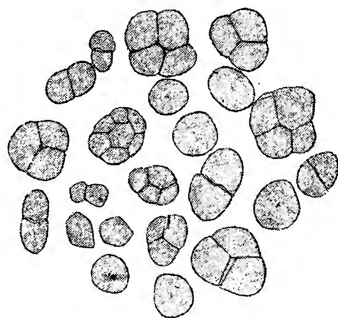


Рис. 19. Набор крахмальных зерен из периферического района роговидной ткани эндосперма „Minnesota 23“. Много сложных крахмальных зерен.

Abb. 19. Sortiment von Stärkekörnern aus dem peripheralen Gebiet des Horngewebes des Endosperms von „Minnesota 23“. Zusammengesetzte Stärkekörner in grosser Anzahl.

Нами исследован эндосперм нескольких сортов зубовидной кукурузы. Среди них следует остановиться еще на детальном рассмотрении морфологии крахмальных зерен в эндосперме зерна двух сортов: сорт „Борьба“ Немерченской опытной станции (К. 5510) и сорт „Стерлинг“ Института кукурузы (К. 7174). По морфологии зерновки и распределению роговидной ткани эндосперма это типичные зубовидные кукурузы.

В эндосперме сорта „Борьба“ непосредственно за алейроновым слоем крахмальные зерна относительно крупные, очертания их при нашем методе приготовления микроскопических срезов и препаратов из них округлые. Сложных зерен встречается очень мало. Почти в каждом крахмальном зерне хорошо выражена трещина. Одни трещины простые, другие же разветвленные. Расположение и характер трещин на крахмальных зернах эндосперма сорта „Борьба“ показывают, что трещины эти произошли по местам соприкосновения отдельных долек, составляющих каждое крахмальное зерно. Следовательно

по происхождению своему крахмальные зерна периферической части эндосперма сорта „Борьба“ сложные, т.-е. в начальных стадиях своего оформления они состояли из нескольких соприкасающихся друг с другом отдельных долек, возникших в одной и той же пластиде. Потом, по мере развития дальнейшего процесса оформления, каждое сложное зерно было окружено общими слоями вещества крахмала. При созревании же зерновки и высыхании ее, а также при приготовлении микроскопических препаратов в крахмальных зернах появились трещины. На рис. 20 изображены крахмальные зерна из

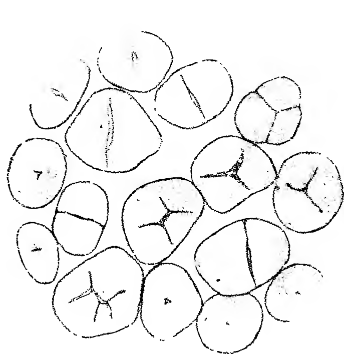


Рис. 20. Набор крахмальных зерен из периферического района роговидной ткани эндосперма сорта „Борьба“ (К. 5510). Относительно крупные крахмальные зерна для периферического района.

Abb. 20. Sortiment von Stärkekörnern aus dem peripheralen Gebiet des Horngewebes des Endosperms der Sorte „Borjba“ (K. 5510). Für das peripherale Gebiet relativ grosse Körner.

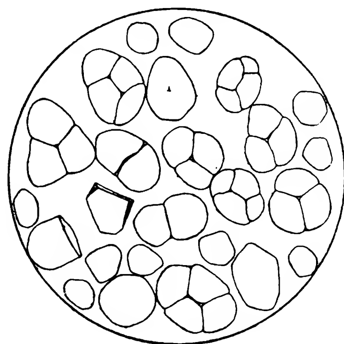


Рис. 21. Набор крахмальных зерен из периферического района роговидной ткани эндосперма зубовидной кукурузы сорта „Стерлинг“ (К. 7174). Крахмальные зерна мелкие. Много сложных.

Abb. 21. Sortiment von Stärkekörnern aus dem peripheralen Gebiet des Horngewebes des Endosperms von Pferdezahnmais der Sorte „Sterling“ (K. 7174). Die Körner sind klein; darunter viele zusammengesetzte.

периферической части эндосперма, вблизи к алейроновому слою, сорта „Борьба“.

Морфология крахмальных зерен в более глубоко расположенном районе роговидной ткани эндосперма мало чем отличается от морфологии крахмальных зерен в клетках аналогичных районов эндосперма у других форм зубовидных кукуруз. Крахмальные зерна из центральной, мучнистой части эндосперма сорта „Борьба“ весьма походят на крахмальные зерна сорта „Миннезота 13“—„Special“ (рис. 14). Трещины—такого же типа. Только сложных крахмальных зерен у сорта „Борьба“ повидимому или совсем нет, или их значительно меньше чем у „Миннезота 13“.

Крахмальные зерна периферической части эндосперма сорта „Стерлинг“ (К. 7174) мелкие, значительно мельче сорта „Борьба“. Среди них встречается большой процент сложных крахмальных зерен и отдельных ограненных зернышек, происшедших вследствие распадения сложных зерен (рис. 21). Повидимому сорту „Стерлинг“ вообще свойственно наличие заметного количества сложных крахмальных зерен в клетках эндосперма, потому что и в более глубоких слоях роговидной ткани эндосперма встречаются тоже нередко слож-

ные крахмальные зерна. Но там естественно крахмальные зерна более крупного калибра нежели в участках, примыкающих к алейроновому слою, и сложных зерен значительно меньше.

В крахмалистой (или мучнистой) части эндосперма сорта „Стерлинг" зерна крахмала, как обычно, рыхло расположены друг относительно друга, очертания их округлые. Среди довольно крупных крахмальных зерен имеется много мелких, возникших, возможно, путем распадения сложных крахмальных зерен на отдельные дольки (рис. 22). Такого большого количества мелких крахмальных зерен в мучнистой части эндосперма у других исследованных нами форм зубовидных кукуруз мы не наблюдали.

Морфология алейронового слоя зубовидных кукуруз такая же как и у крахмалистых. Например у сорта „Бунконти", хорошо известной зубовидной кукурузы, размеры и очертания клеток алейронового слоя весьма походят на клетки сорта „Айвори-Кинг" (рис. 5). Даже содержимое клеток алейронового слоя у зубовидной и крахмалистой кукуруз ведет себя одинаково. Так у сорта „Бунконти" из опытной станции вблизи железнодорожной станции Синельниково (К. 7173) после обработки срезов зерна суданом III обнаруживается масла больше нежели у того же сорта с Южной зональной опытной станции (К. 7138). Так же и у сорта „Айвори-Кинг".

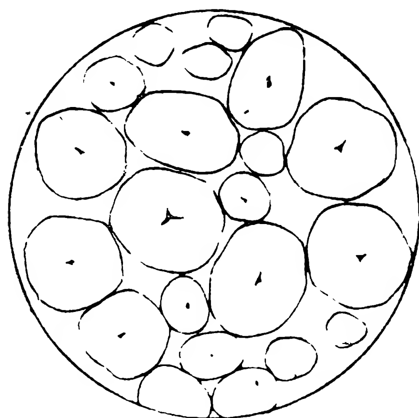


Рис. 22. Набор крахмальных зерен из мучнистой ткани эндосперма сорта „Стерлинг". Простые разнокалиберные крахмальные зерна.

Abb. 22. Sortiment von Stärkekörnern aus dem mehligen Gewebe des Endosperms der Sorte „Sterling". Einfache Stärkekörner von verschiedener Grösse.

Алейроновый слой у сорта „Миннезота 13" (К. 7184) состоит из клеток более узких нежели у сорта „Бунконти" или „Айвори-Кинг", подобно клеткам алейронового слоя сорта „Хуторок" (рис. 6). Только высота клеток у „Миннезота 13" в два раза меньше чем у сорта „Хуторок". Белковое содержимое клеток у обоих сортов одинаково мелкозернистое.

Из рассмотрения продемонстрированного нами материала по изучению морфологии крахмальных зерен нескольких сортов крахмалистых и зубовидных кукуруз видно, что в роговидной части ткани эндосперма часто увеличивается число сложных крахмальных зерен. Чему приписать это явление, сказать трудно. Гадать можно по-разному, но достоверных фактов для объяснения пока не имеется. Необходимы дальнейшие специальные исследования.

Рассмотрим детали строения эндосперма у кремнистой кукурузы. На рис. 23 изображен медианный продольный разрез зерна кремнистой кукурузы с матовой верхушкой (К. 6605). Расположение роговидной ткани у кремнистой кукурузы такое же как и у зубовидной, только на верхушке зерна отсутствует типичная для зубовидной кукурузы ямка. Однако на верхушке зерна кремнистой кукурузы содержимое первых двух слоев клеток эндосперма, расположенных непосредственно вслед за алейроновым слоем, несколько походит по своей морфологии на содержимое клеток роговидной ткани эндосперма. Вообще мощность роговидной ткани эндосперма у кремнистой кукурузы значительнее чем у зубовидной.

Морфология крахмальных зерен в эндосперме кремнистой кукурузы мало чем отличается от морфологии крахмальных зерен зубовидной. На рис. 24 изображен набор крахмальных зерен из эндосперма одной формы кремнистой кукурузы — „Терская № 400“ из совхоза им. Сталина (К. 7182). Это очень хорошо выраженная кремнистая

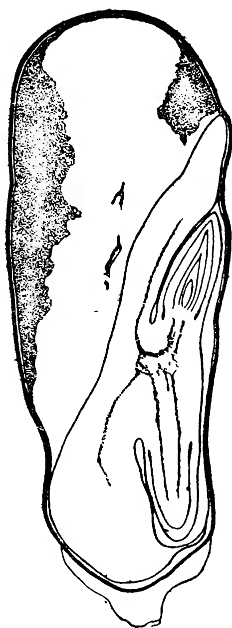


Рис. 23. Продольный медианный разрез зерна кремнистой кукурузы с матовой верхушкой (К. 6605). Распределение роговидной ткани эндосперма намечено точками.

Abb. 23. Medianer Längsschnitt durch ein Korn von Hartmais mit matter Spitze (K. 6605). Die Verteilung des Horngewebes des Endosperms ist durch Punktierung angedeutet.

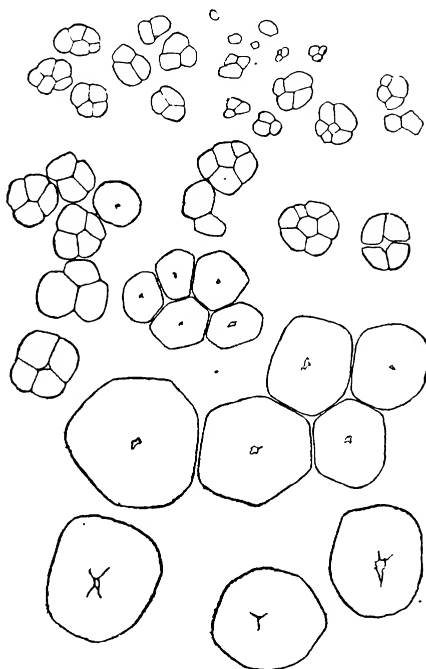


Рис. 24. Набор крахмальных зерен из эндосперма кремнистой кукурузы сорта „Терская № 400“.

Abb. 24 Sortiment von Stärkekörnern aus dem Endosperm von Hartmais der Sorte „Terskaja № 400“.

кукуруза, в зерне которой роговидная ткань эндосперма развита не только по бокам, но и на верхушке (рис. 25). Как видно из рис. 24) в эндосперме кремнистой кукурузы встречаются такие же крахмальные зерна как и у зубовидной. Но дольки сложных крахмальных зерен, встречающихся в периферической части роговидной ткани эндосперма, кажутся несколько более резко ограненными по сравнению с такими же крахмальными зернами зубовидной кукурузы. Кроме того дольки некоторых сложных крахмальных зерен кремнистой кукурузы бывают особенно мелки. Последнее обстоятельство довольно заметно выделяет сорта кремнистой кукурузы среди прочих форм, хотя вообще в периферической части эндосперма зерна всякой кукурузы крахмальные зерна крупностью калибра не отличаются.

У кремнистой кукурузы даже отдельные крахмальные зерна более плотно примыкают друг к другу чем у кукуруз, строение эндосперма которых мы исследовали.

На рис. 26 изображен фрагмент периферии эндосперма кремнистой кукурузы „Терская № 400“. Клетки алейронового слоя низкие, почти четырехгранные. Капли масла, образующиеся после обработки среза раствором судана III, большие.

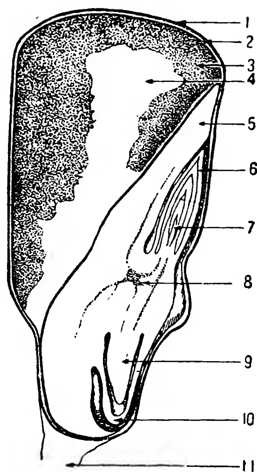


Рис. 25. Продольный медианный разрез зерна кремнистой кукурузы сорта „Терская № 400“. (К. 7182).

Abb. 25. Medianer Längsschnitt durch ein Korn von Hartmais der Sorte „Terskaja № 400“ (K. 7182).

Степень кремнистости и развития роговидной ткани эндосперма у различных сортов кремнистой кукурузы выражены весьма различно. К числу кукуруз с резко выраженной кремнистостью относятся: „Грушевская“ (К. 5576), „Король Филипп“ (К. 5581) и „Безенчукская“ (К. 7206). Типом этих кукуруз может служить зерно сорта „Король Филипп“. На рис. 27 изображен продольный медианный разрез зерна этого сорта. Морфология крахмальных зерен в клетках эндосперма и у этой группы высококремнистых кукуруз общего характера, присущего всему разнообразию сортов кремнистой кукурузы. Например на рис. 28 изображен набор крахмальных зерен из клеток периферической части эндосперма, вслед за алейроновым слоем, сорта „Король Филипп“. Такие же крахмальные зерна изображены на рис. 24, передающем изображения набора крахмальных зерен из всего эндосперма зерна сорта „Терская № 400“. В связи с сильно выраженной кремнистостью у сорта „Безенчукская“ даже в центральной мучнистой части эндосперма крахмальные зерна не округлые, как у всех прочих сортов кремнистой кукурузы, а угловатые, подобные крахмальным зернам роговидной ткани эндосперма. На рис. 29 изображен фрагмент центральной крахмалистой части эндосперма сорта „Безенчукская“.

Сорта кукурузы с сильно выраженной кремнистостью эндосперма повидимому отличаются от сравнительно слабо кремнистых сортов значительно меньшим содержанием масла в алейроновом слое. На рис. 30 изображен фрагмент алейронового слоя со среза, обработанного раствором судан III, зерна кукурузы сорта „Грушевская“ (К. 5551). Капель масла в данном случае заметно меньше, чем у сорта „Терская № 400“ (рис. 26). Хотя следует отметить, что количество масла в клетках алейронового слоя является очень чувствительной реакцией на условия произрастания растения вообще. С незначительными переменами в условиях произрастания количество масла заметно меняется. Поэтому особого значения тому или другому количеству капель масла, выявляющемуся после обработки срезов раствором судан III, придавать нельзя.

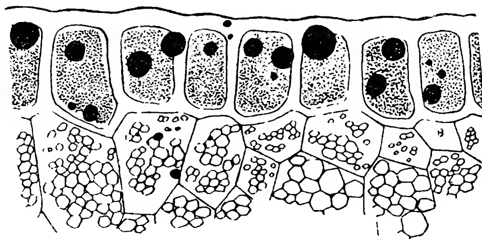


Рис. 26. Фрагмент алейронового слоя кукурузы сорта „Терская № 400“.

Abb. 26. Bruchstück der Aleuronschicht von Mais der Sorte „Terskaja № 400“.

Особенно сильно развита роговидная ткань эндосперма у рисовой кукурузы. У некоторых сортов рисовой (лопающейся) кукурузы мучнистой ткани эндосперма почти совсем не имеется.

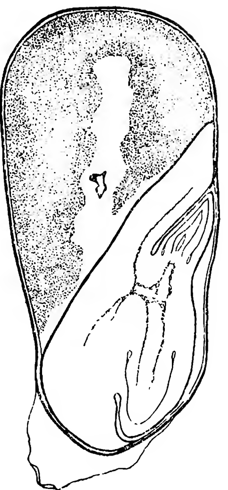


Рис. 27. Продольный медианный разрез зерна кремнистой кукурузы сорта „Король Филипп" (К. 5581). Сильная степень кремнистости.

Abb. 27. Medianer Längsschnitt durch ein Korn von Hartmais der Sorte „König Philipp" (K. 5581). Hohes Maass von Härte.

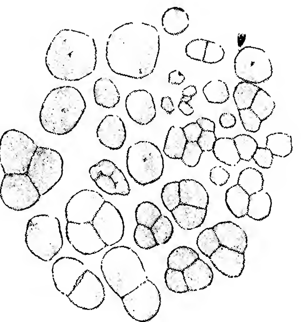


Рис. 28. Набор крахмальных зерен из периферического района роговидной ткани эндосперма сорта „Король Филипп". Много мелких крахмальных зерен.

Abb. 28. Sortiment von Stärkekörnern aus dem peripheralen Gebiet des Horngewebes des Endosperms der Sorte „König Philipp". Kleine Körner in grosser Zahl.

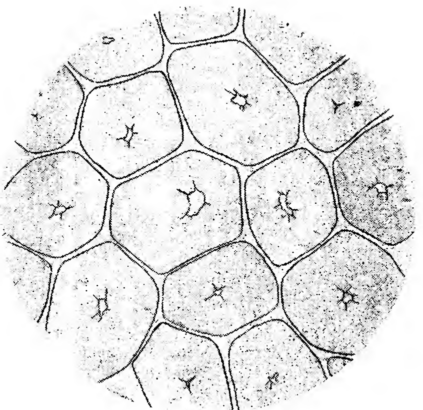


Рис. 29. Фрагмент центральной крахмалистой ткани эндосперма кремнистой кукурузы сорта „Безенчукская" (К. 7206). Крахмальные зерна ограненные, крупные. По морфологии крахмальных зерен ткань походит на роговидную.

Abb. 29. Bruchstück des zentralen Stärkegewebes des Endosperms von Hartmais der Sorte „Besentschukskaja" (K. 7206). Die Stärkekörner sind kantig und gross. In der Morphologie der Stärkekörner gleicht das Gewebe demjenigen von Hartmais.

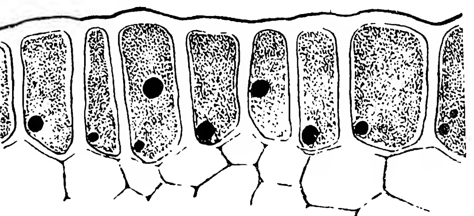


Рис. 30. Фрагмент алейронового слоя кукурузы сорта „Грушевская" (К. 5551).

Abb. 30. Bruchstück der Aleuronschicht von Mais der Sorte „Gruschewskaja" (K. 5551).

На рис. 31 изображен продольный медианный разрез зерна рисовой кукурузы (К. 4823). Мучнистая ткань эндосперма выражена крайне слабо. Лишь местами, в центре эндосперма да около зародыша, видны относительно небольшие островки мучнистой ткани.

Разберем подробнее строение эндосперма рисовой кукурузы.

На рис. 32 изображен фрагмент разреза периферической части эндосперма рисовой кукурузы (К. 4823). В отличие от эндосперма сортов кукурузы, строение которых уже мы рассматривали выше (рис. 2, 8 и 10), в рисовой кукурузе за алейроновым слоем следует не два или один слой мелкокалиберных плоских клеток с мелкими крахмальными зернами, а 3-4 слоя. Наличие относительно большого числа мелкокалиберных клеток, примыкающих к алейроновому слою, придает всей микроскопической структуре эндосперма рисовой кукурузы особый своеобразный характер. Не в этой ли мощности периферической мелкоклетной ткани эндосперма рисовой кукурузы кроется отчасти и свойство ее лопаться при нагревании? Эндосперм этого сорта кукурузы вообще построен несколько оригинально. Бросается в глаза относительное богатство белком. Белка много не только в клетках, ближайших к алейроновому слою 3-4 слоев эндосперма. Даже в более глубоких слоях эндосперма клетки содержат заметное количество отложений белка в виде мелкозернистой массы, расположенной между крахмальными зернами. У других сортов кукурузы такого развития белковых прослоек в нор-

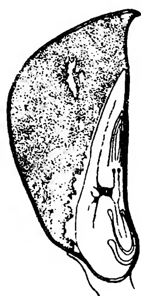


Рис. 31. Продольный медианный разрез зерна рисовой (лопающейся) кукурузы (К. 4823).

Abb. 31. Medianer Längsschnitt durch ein Korn von Puffmais (K. 4823).

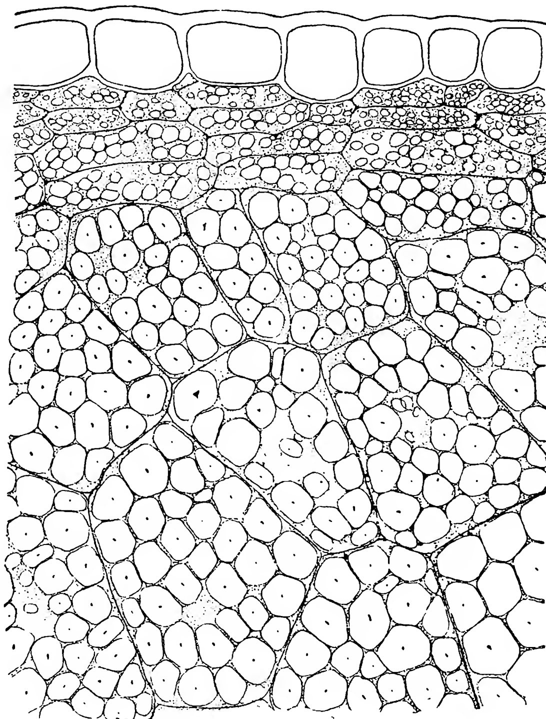


Рис. 32. Фрагмент продольного разреза эндосперма рисовой кукурузы в месте, противоположном верхнему концу щитка зародыша. Периферический район состоит из 3-4 рядов мелких клеток с мелкими крахмальными зернами. Во всех клетках хорошо выражены протеиновые прослойки.

Abb. 32. Bruchstück eines Längsschnittes durch das Endosperm von Reismais an einer dem oberen Ende des Schildchens des Embryo entgegengesetzten Stelle. Das peripherale Gebiet besteht aus 3-4 Reihen kleiner Zellen mit kleinen Stärkekörnern. In allen Zellen kommen die Protein-Zwischenschichten gut zum Ausdruck.

мальных больших клетках эндосперма не наблюдается.[1] Присматриваясь к морфологии содержимого клеток эндосперма рисовой кукурузы, можно отметить две особенности.

Мощность развития протеиновых прослоек между крахмальными зернами в каждой клетке не во всех местах ее одинакова. Преимущественно в центре клетки масса протеинового отложения особенно обширна. Несомненно, в местах, отмеченных большим скоплением протеиновых отложений, помещается ядро клетки. Повидимому в клетках эндосперма рисовой кукурузы ядро находится в состоянии более нормальной морфологии нежели у других сортов кукурузы, в клетках которых крахмальные зерна весьма тесно прижаты друг к другу, в особенности в роговидной ткани эндосперма. В клетках с туго набитыми крахмальными зернами, согласно исследований Циммермана (Zimmermann, 1896), ядра имеют ветвистую, сетчатую и вообще весьма неправильную форму.

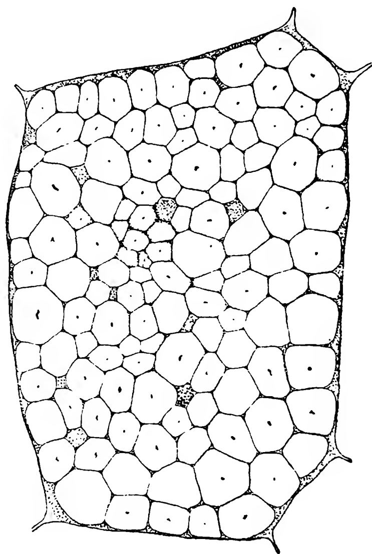


Рис. 33. Одна из клеток роговидной ткани эндосперма рисовой кукурузы.

Abb. 33. Eine Zelle des Horngewebes des Endosperms von Reismais.

Несмотря на то, что крахмальные зерна в клетках эндосперма рисовой кукурузы расположены рыхло друг относительно друга, они все же остаются ограненными, сохраняют угловатые очертания. Несколько выше мы уже указывали на это обстоятельство. Повидимому самый процесс оформления крахмальных зерен в общей системе клеточного содержимого таков, что зерна образуются ограненными. При этом взаимное давление крахмальных зерен друг на друга не является исключительно доминирующим фактором, обусловливающим выявление формы крахмального зерна. Процесс оформления крахмального зерна довольно сложен и далеко еще не выяснен даже в основных деталях своих.

На рис. 33 изображена отдельная клетка из глубокой части роговидной ткани эндосперма рисовой кукурузы. Крахмальные зерна заполняют клетку более полно нежели в клетках, расположенных несколько ближе к периферии эндосперма. Но все же и здесь прекрасно различимы рассеянные по клетке вкраплины зернистого протеинового содержимого. В этой же клетке обращает на себя внимание то, что центрально расположенные крахмальные зерна в среднем значительно более мелкие чем крахмальные зерна, находящиеся в периферических районах клетки. Это повидимому явление общего характера (рис. 3 и рис. 11), но у рисовой кукурузы оно особенно подчеркнуто и отчетливо выражено.

Изучение структуры протеиновых отложений в клетках эндосперма различных форм кукурузы обнаруживает, что угловатые очертания крахмальных зерен сочетаны с особой характерной зернистостью белковых отложений между ними. Среди округлых крахмальных

[1] Однако химический анализ не обнаруживает в зерне рисовой кукурузы большего количества белка по сравнению с другими формами кукурузы.

зерен такой зернистости в протеиновых отложениях уже не наблюдается. На рис. 34 изображены два фрагмента содержимого клеток эндосперма рисовой кукурузы (К. 4823), фрагмент *a* — из роговидной ткани, фрагмент *b* — из мучнистой ткани. Сравнение этих фрагментов еще раз показывает прежде всего, как различна морфология крахмальных зерен в роговидной и мучнистой частях эндосперма. Различна и морфология протеиновых отложений. Хотя округлые крахмальные зерна мучнистой ткани эндосперма и расположены рыхло друг относительно друга, но промежутки между ними заполнены белком другой структуры нежели между ограненными крахмальными зернами. Среди округлых крахмальных зерен очень мало зернистого белка, в большей массе своей белок между ними при рассматривании теми оптическими системами, которыми мы пользовались, кажется бесструктурным, гиалиновым. Сопоставление состояния и морфологии

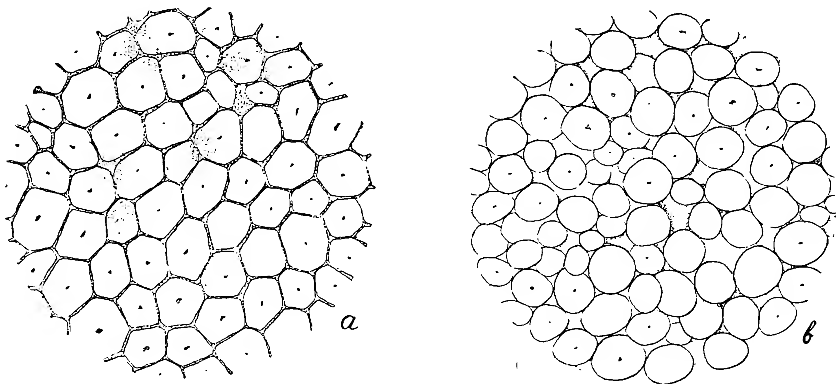


Рис. 34. Фрагменты тканей эндосперма рисовой кукурузы, „a“ — роговидной „b“ — крахмалистой.

Abb. 34. Endosperm gewebebruchstücke von Reismais: „a“ — Horngewebe, „b“ — Stärkegewebe.

крахмальных зерен и белковых прослоек между ними в роговидной и мучнистой тканях эндосперма еще более убеждает в том, что крахмал и белок образуют в клетке взаимодействующую систему. Компоненты этой системы настолько сильно и чувствительно увязаны между собою, что изучать их оторванно друг от друга не следует. Во всяком случае при исследовании компонентов клетки нельзя опускать из порядка логических построений, выводимых как результат исследования, концепции о действенном существовании системы, где каждый отдельно изучаемый компонент является уже изъятием, своего рода отвлеченностью, из системы.

Зерно рисовой кукурузы с матовой верхушкой (К. 5762) отличается от типичной рисовой кукурузы (К. 4823, рис. 31) значительно большим размером (рис. 35). Наличие матовой верхушки обусловлено тем, что к самой периферии верхушки зерна подходит ткань эндосперма, несколько напоминающая мучнистую. Однако эта ткань преимущественно лишь по окраске своей походит на крахмалистую, консистенция же ее почти одинакова с роговидной тканью эндосперма. Структура тоже одинакова, т. е. крахмальные зерна также огранены в клетках этой новой ткани, как обычно свойственно крахмальным зернам клеток нормально окрашенной роговидной ткани эндосперма. Поэтому морфология крахмальных зерен внутренних слоев эндосперма рисовой

кукурузы с матовой верхушкой не выявляет ничего нового. Но морфология крахмальных зерен из периферических слоев эндосперма непосредственно за алейроновым слоем уже обнаруживает черты некоторого своеобразия.

На рис. 36 изображен набор крахмальных зерен из периферии эндосперма рисовой кукурузы с матовой верхушкой. Среди набора встречается большое количество сложных зерен. Оригинальность однако не в этом, оригинальны очертания более крупных одиночных крахмальных зерен. Края у таких зерен извилистые. Извилистость краев намекает на то, что описываемые крахмальные зерна повидимому образовались из сложных зерен, состоящих из нескольких долек. В стадии окончательного оформления крахмального зерна весь конгломерат долек был покрыт общими слоями вещества крахмала. Остались только выпуклины по краям зерна, следы долек.

Рис. 35. Продольный медианный разрез зерна рисовой кукурузы с матовой верхушкой. (К. 5762).

Abb. 35. Medianer Längsschnitt durch ein Korn von Reismais mit matter Spitze (K. 5762).

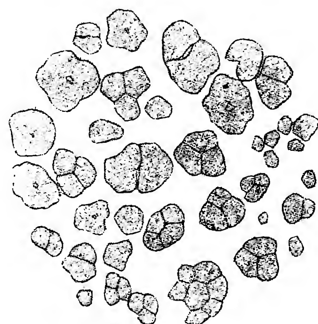


Рис. 36. Набор крахмальных зерен из периферического района роговидной ткани эндосперма рисовой кукурузы К. 5762).

Abb. 36. Sortiment von Stärkekörnern aus dem peripheralen Gebiet des Horngewebes des Endosperms von Reismais (K. 5762).

Морфология алейронового слоя рисовой кукурузы, как по очертаниям клеток, так и по состоянию содержимого их, напоминает клетки алейронового слоя кремнистой кукурузы (рис. 26).

Морфология зерна кукурузы из группы „восковая“ (ceratina) отличается мало от морфологии зерна кремнистой кукурузы. По предположению Кулешова (1928 и 1929) восковая кукуруза повидимому возникла из кремнистой путем видоизменения процесса накопления запасного углевода в клетках эндосперма. Крахмальные зерна восковой кукурузы от иода окрашиваются не в темносиний цвет, как у всех вышерассмотренных типов кукурузы, а в темнокрасный. Такая окраска указывает на то, что крахмальные зерна находятся в состоянии сильной декстринизации, конденсация углевода в них остановилась на одной из промежуточных стадий, ведущих к образованию вещества настоящего крахмала. Крахмал, красящийся от иода в красноватый цвет, носит название эритродекстрина.[1]

На рис. 37 изображен фрагмент периферической части ткани эндосперма восковой кукурузы (К. 5008). Срез, как всегда, произведен через участок зерна, расположенный против верхнего конца щитка зародыша. Как видно из рисунка, крахмальные зерна в перифериче-

---

[1] Следует подчеркнуть, что крахмальные зерна восковой кукурузы окрашиваются от иода исключительно своеобразно. Повидимому состав этих крахмальных зерен и от эритродекстрина чем-то отличается.

ской ткани эндосперма восковой кукурузы, соответствующей роговой ткани кремнистой кукурузы, ограненные. В клетках эндосперма, непосредственно примыкающих к алейроновому слою, встречается некоторое количество сложных крахмальных зерен, в среднем незначительное. В этих же клетках, как обычно, крахмальные зерна не набивают сплошь клеточной полости, заметны прослойки зернистых протеиновых отложений.

Многогранно ограненные и тесно друг с другом сомкнутые крахмальные зерна заполняют все клетки эндосперма восковой кукурузы до мучнистой части эндосперма. В мучнистой части эндосперма крахмальные зерна округлые, рыхло расположенные друг относительно друга, еще более рыхло чем в зерне рисовой кукурузы (рис. 34, *b*).

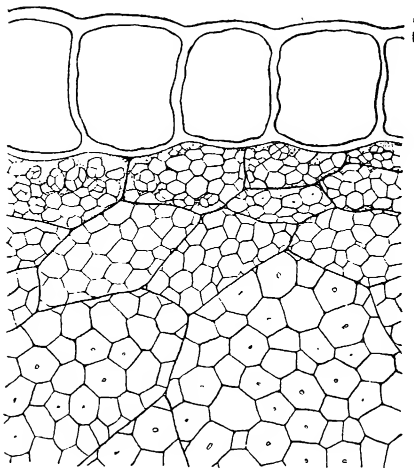


Рис. 37. Фрагмент продольного разреза эндосперма зерна восковидной кукурузы (К. 5088) в месте, противоположном верхнему концу щитка зародыша.

Abb. 37. Bruchstück eines Längsschnittes durch das Endosperm eines Korns von Wachsmais (K. 5088) an einer dem oberen Ende des Schildchens des Embryo entgegengesetzten Stelle.



Рис. 38. Продольный медианный разрез зерна крахмалисто-сахарной кукурузы (К. 4002.) Сахаристая ткань изображена точками.

Abb. 38. Medianer Längsschnitt durch ein Korn von Stärke-Zuckermais (K. 4002). Das Zuckergewebe ist durch Punkte angedeutet.

Исключительно оригинальна морфология зерна крахмалисто-сахарной кукурузы. На рис. 38 изображен продольный медианный разрез зерна этого типа (К. 4002). У крахмалисто-сахарной кукурузы нижняя часть эндосперма, примыкающая к зародышу, крахмалистая, а верхняя сахаристая.

На рис. 39 изображен фрагмент верхней, сахаристой, части эндосперма крахмалисто-сахарной кукурузы. Крахмальные зерна, содержащиеся в клетках этой ткани, очень мелкие, редко рассеянные в клеточной полости, округлые. Встречается заметное количество сложных крахмальных зерен. В крахмалистой части эндосперма крахмальные зерна значительно крупнее калибром, чем в сахаристой, также округлые, заполняют полость клетки более полно, но достаточно рыхло расположены друг относительно друга. Сложных крахмальных зерен в крахмальной части эндосперма и у крахмалисто-сахарной кукурузы не встречается.

Не менее чем крахмалисто-сахарной оригинальна морфология зерна сахарной кукурузы. Эндосперм ее при высыхании зерна сморщивается. Почти вся ткань эндосперма однородной структуры, сходной с сахаристой частью эндосперма крахмалисто-сахарной кукурузы. Лишь местами, вблизи зародыша, видны бывают небольшие участки крахмалистой ткани. На рис. 40 изображен медианный продольный разрез зерна сахарной кукурузы (К. 4628). На рис. 41 переданы детали строения и морфологии крахмальных зерен в различных местах эндосперма.

Фрагмент *a* — участок периферической ткани верхнего района эндосперма. Непосредственно под алейроновым слоем расположены клетки, содержащие мелкие ограненные крахмальные зерна, которые несомненно представляют собою продукты распадения сложных крахмальных зерен на отдельные дольки. Среди распавшихся крахмальных зерен изредка встречаются и цельные сложные зерна. Возможно, что разрушение сложных крахмальных зерен в периферических слоях эндосперма и распадение их на отдельные дольки произошли нормальным путем еще до приготовления среза для исследования. Например в более глубоких слоях эндосперма сложных крахмальных зерен встречается значительно больше, а результатов распада их заметно меньше (фрагмент *b*). Крахмалистая ткань эндосперма сахарной кукурузы состоит из клеток, содержащих типичные округлые, рыхло друг относительно друга расположенные крахмальные зерна (фрагмент *c*). Среди округлых зерен всегда находится некоторое количество сложных и продуктов их распадения. В особенности часто встречаютсясложные крахмальные зерна в клетках, расположенных на границе между сахаристой и крахмалистой тканями. Следовательно, между сложными и простыми крахмальными зернами должна существовать связь родственности происхождения и следует ожидать существования переходных форм между ними. В действительности, как видно из фрагмента *c*, среди округлых простых крахмальных зерен рассеяны сложные крахмальные зерна, состоящие из двух, трех и затем большего числа долек.

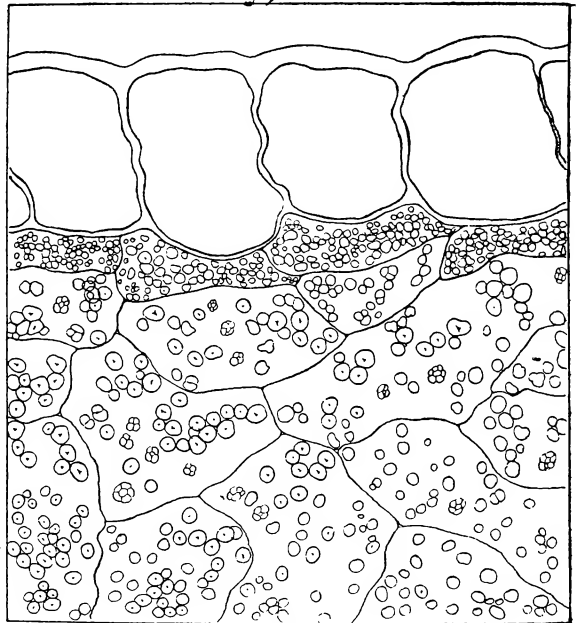


Рис. 39. **Фрагмент продольного разреза верхней части эндосперма крахмалисто-сахарной кукурузы.** Сахаристая ткань.

Abb. 39. Bruchstück eines Längsschnittes durch den oberen Teil des Endosperms von Stärke-Zuckermais.

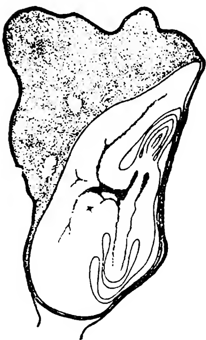
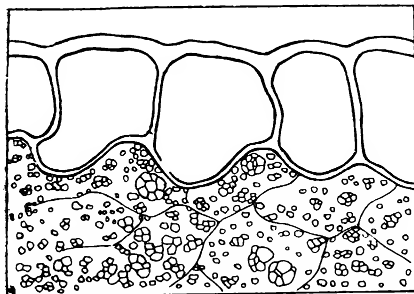


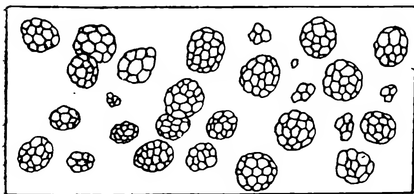
Рис 40. Продольный медианный разрез зерна сахарной кукурузы (К. 4628).

Abb. 40. Medianer Längsschnitt durch ein Korn von Zuckermais (K. 4628).

Истории развития крахмальных зерен кукурузы мы не изучали. Но согласно исследованиям Лампе (1931) и Мотье (Mottier 1921), крахмальные зерна сахарной кукурузы начинают свое развитие как сложные. Уже в дальнейшем процессе диференциации одни крахмальные зерна сахарной кукурузы (большинство) оформляются окончательно как сложные, а другие (меньшинство) — как простые. Однако вполне выясненным вопрос об истории развития крахмальных зерен у всех типов зерна кукурузы

считать нельзя. Необходимы специальные исследования. В классических трудах Артура Мейера (Art. Meyer, 1895) и Негели (1858) есть отрывочные и недостаточно подчеркнутые указания на то, что вообще в большинстве своем крахмальные зерна растений, зерна всех типов, расположенные во всех тканях, во всякой почти пластиде, чаще всего начинают развиваться как сложные. Исследования Гюйермон (Guilliermond) и его сотрудников (1933) в значительной доле подтвердили справедливость этого общего положения. В недавнее время Александров и Александрова (1934), подробно изучая историю развития крахмальных зерен в семядолях различных типов горохов (лущильный, мозговой, сахарный и пр.), показали, что все крахмальные зерна начинают свое оформление с возникновения в каждой пластиде нескольких первоначальных зернышек, т. е. всегда крахмальное зерно возникает как конгломерат нескольких долек. В дальнейшем продолжают развиваться и увеличиваться в объеме или все дольки, весь конгломерат их, или только часть их, или же развивается лишь одна долька, опережая и как бы угнетая развитие других. Детали процесса оформления различных крахмальных зерен в семядолях горохов описаны с достаточной подробностью в статье Александрова и Александровой.





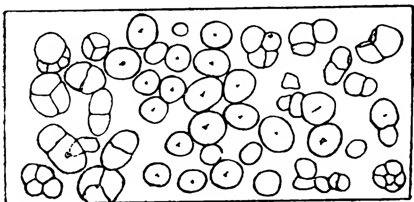


Рис. 41. Примеры морфологии крахмальных зерен из верхней половины различных мест эндосперма сахарной кукурузы: a — периферическая часть эндосперма, b — из центральной части эндосперма, c — из участков мучнистой ткани эндосперма.

Abb. 41. Beispiele der Morphologie von Stärkekörnern aus verschiedenen Steilen der oberen Hälfte des Endosperms von Zuckermais: a — peripheraler Teil des Endosperms, b — zentraler Teil des Endosperms und c — aus Gebieten des mehligen Gewebes des Endosperms.

Сложные зерна сахарной кукурузы принадлежат эндосперму, в котором вообще крахмальные зерна, по мнению ряда исследователей, не закончили вполне своего развития, остановились на одной из промежуточных стадий оформления. Крахмальные зерна сахарной кукурузы в основной массе своей окрашиваются при осторожном прибавлении слабого раствора иода в иодистом калии в красноватый цвет (фиолетовый). Следовательно, эти крахмальные зерна состоят преимущественно из декстрина, промежуточной стадии на пути к конденсации молекулы сахара до молекулы крахмала. В истории развития крахмального зерна стадии конденсации углевода до некоторой степени развертываются параллельно со стадиями морфологического оформления крахмального зерна вообще.

Весь продемонстрированный нами материал по анатомическому изучению эндосперма различных типов зерна кукурузы имеет отношение к району верхней трети эндосперма. Вообще следует отметить, что вся основная масса эндосперма у всех форм кукурузы построена однотипно даже в наиболее существенных деталях. Однако Лампе, на основании изучения истории развития эндосперма сахарной, восковой и крахмалистой кукуруз, указал, что эндосперм в базальной части зерна, около нижнего района зародыша, значительно отличается по своей структуре от структуры более верхних участков. Заполнение клеток эндосперма базального района зерна и самое оформление крахмальных зерен в них определенно отстают от клеток более верхних районов. По существу даже ко времени полного созревания зерна содержимое клеток эндосперма, расположенных на уровне нижней половины зародыша, так и остается неоформленным окончательно.

Мы обратимся к рассмотрению состояния крахмальных зерен в базальной части эндосперма несколько ниже. А теперь подведем итоги изучению строения эндосперма различных типов кукурузы в верхнем районе.

Эндосперм кукурузного зерна построен неодинаково. Особенно отличается структура периферического района эндосперма от структуры его внутренних участков. И среди различных типов кукурузы наиболее подчеркнутые различия друг от друга выявляются именно в строении содержимого периферических клеток, т. е. обычно двухтрех слоев клеток, непосредственно примыкающих к алейроновому слою.

Периферические клетки эндосперма, за исключением клеток алейронового слоя, относительно мелкие и сплюснуты в тангентальной плоскости. Крахмальные зерна, содержащиеся в них, тоже значительно мельче крахмальных зерен более глубоких слоев эндосперма. Притом и изменение калибра и формы клеток и размеров крахмальных зерен при переходе от периферических к более глубоким слоям эндосперма наступает крайне резко и отчетливо. Поэтому создается впечатление, что как будто бы периферическая часть эндосперма представляет собою особую ткань. Крахмальные зерна никогда не заполняют полости клеток периферических слоев эндосперма сплошь, как это имеет место в более внутренних клетках. Промежутки между крахмальными зернами заполнены зернистыми протеиновыми отложениями. У тех типов кукурузы, которые имеют хорошо развитую роговидную ткань эндосперма, крахмальные зерна и в периферических клетках ограненные, угловатые, хотя и не заполняют всей полости клетки. Следовательно многогранность крахмальных зерен повидимому не есть исключительно следствие взаимного давления зерен друг на друга, а также возможно и особенностей пути оформления каждого крахмального зерна в пластиде.

В периферических слоях эндосперма не только чаще всего, но у некоторых форм кукурузы исключительно, встречаются сложные крахмальные зерна. Известно, что при образовании ткани эндосперма она диференцируется прежде всего по периферии. Периферическая ткань эндосперма самая старая, она возникла тогда, когда эндосперм был еще очень примитивным и слабодиференцированным образованием. Известно также, что у сахарной кукурузы вещество крахмальных зерен остановилось на одной из промежуточных стадий конденсации углевода от сахара до крахмала. Большинство так называемых крахмальных зерен сахарной кукурузы сложные. А если сложные крахмальные зерна образуются в ткани, существующей в примитивной стадии

развития организма и в своем оформленном состоянии нередко не являются вполне готовыми крахмальными зернами, то такие крахмальные зерна можно рассматривать как более примитивные по сравнению с круглыми простыми крахмальными зернами эндосперма кукурузы. Ограненные крахмальные зерна представляют собою явление особого порядка.

Образование ограненных многогранных крахмальных зерен в эндосперме кукурузы связано с развитием особой ткани роговидной или восковидной консистенции, обладающей особой морфологией. Эти ограненные крахмальные зерна следует отличать от зерен, возникших вследствие разрушения и рассыпания сложных крахмальных зерен, которые тоже многогранны, но природа их возможно будет несколько другою. Крахмальные зерна роговидной и восковидной тканей эндосперма наполняют сплошь полость клетки. Совершенно непонятно, почему при таком полном, без малейших промежутков, заполнении полости клеток роговидной ткани эндосперма крахмальными зернами клетки почти нисколько не деформируются. Ведь для того чтобы столь плотно набить полость клетки, крахмальные зерна должны при образовании хотя бы в некоторой доле разбухнуть. Сила разбухания крахмала довольно большая, оболочки клеток тонкие и нежные. Вообще образование роговидной ткани эндосперма кукурузы, наиболее оригинальной, представляет собою загадку. Изучение истории развития ее может быть разрешит эту загадку.

Округлые простые крахмальные зерна мучнистой ткани эндосперма, в противоположность ограненным крахмальным зернам роговидной ткани, очень редко заполняют сплошь полость клетки. Всегда между округлыми крахмальными зернами остаются более или менее обширные промежутки, заполненные содержащим белок веществом. Протеиновые прослойки между ограненными крахмальными зернами роговидной ткани эндосперма зернистые, а между округлыми крахмальными зернами мучнистой ткани эндосперма — бесструктурные, гиалиновые. В сахаристой ткани крахмалисто-сахарной и сахарной кукуруз округлые простые крахмальные зерна тоже не редки. Но округлые крахмальные зерна сахаристой ткани значительно мельче крахмальных зерен мучнистой ткани эндосперма и при этом окрашиваются от иода в красноватый цвет, т. е. состоят из эритродекстрина. Следовательно в сахаристой ткани эндосперма и по отношению к круглым простым крахмальным зернам пластиды приостанавливают свою работу по конденсации углевода на одной из промежуточных стадий оформления нормального крахмального зерна как качественно, так и количественно.

Дабы получить истинное представление о структуре эндосперма того или другого типа кукурузы, о ее особенностях, характеризующих каждый тип, следует эндосперм изучать топографически, т. е. необходимо сравнивать структуру различных аналогичных участков.

Строение клеток алейронового слоя, а также состояние содержимого их, у всех типов кукуруз почти одинаково, как можно судить при применении наших методов исследования. Некоторые различия намечаются в высоте и ширине клеток. Содержание масла в клетках алейронового слоя, выявляемого в виде более или менее больших капель после обработки среза раствором судан III, находится в какой-то неясной еще связи с условиями произрастания кукурузного растения. С увеличением степени кремнистости зерна кукурузы содержание масла повидимому уменьшается.

Согласно исследованиям Лампе в базальной части эндосперма, у нижней половины щитка зародыша, накопление крахмала и окончательное оформление крахмальных зерен заметно задерживается по

сравнению с другими, выше расположенными, районами эндосперма. По существу даже ко времени полной зрелости зерна процесс оформления крахмальных зерен и метаморфоза ткани эндосперма из незрелой в зрелую в базальной части зерна так и остается не вполне законченным. Все это дает основания ожидать, что морфология крахмальных зерен в базальном районе эндосперма будет несколько отличаться от морфологии крахмальных зерен прочих районов. Крахмальное зерно, как и каждый компонент клетки, имеет свою историю развития. Поэтому в тех органах и тканях, общий темп

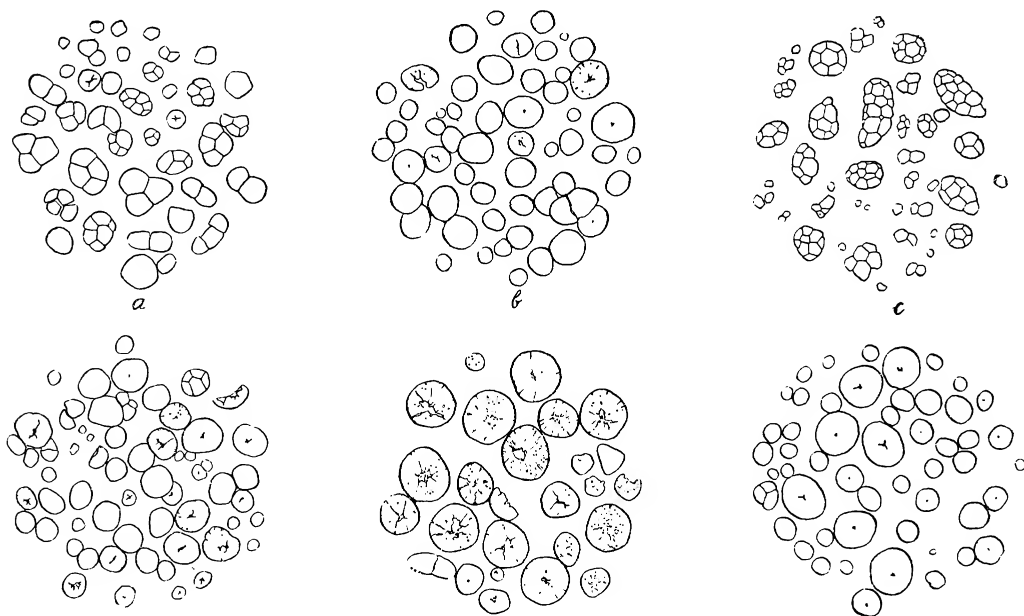


Рис. 42. Примеры морфологии крахмальных зерен из базальной части эндосперма различных сортов кукурузы: a — „Миннезота 13" (К. 6057) — зубовидная, b — „Мака-Джугара" (из Узбекистана К. 3434) — кремнистая, c — сахарная (К. 4642), d — „Mexico Morelos" (К. 2695) — крахмалистая, e — из Аризоны (К. 69 6) — крахмалистая (сильная степень разъедания крахмальных зерен), f — рисовая (К. 4591) „White Rice".

Abb 42. Beispiele der Morphologie der Stärkekörner im basalen Teil des Endosperms verschiedener Maissorten: a — „Minnesota 13" (K. 6057) — Pferdezahn; b — „Maka-Dshugara" (aus Usbekistan, K. 3434) — Hartmais; c — Zuckermais (K. 4642); d — „Mexico Morelos" (K. 2695) — Stärkemais; e — aus Arizona (K. 6906) — Stärkemais (Stärkekörner stark zerfressen); f — „White Rice" (K. 4591) — Reismais.

развития которых задерживается, содержимое клеток может более или менее долгий период находиться в стадии неполного оформления. Александров и Александрова показали, что в истории развития крахмальных зерен гороха существует ряд промежуточных морфологических фаз оформления. Несомненно, этот факт можно распространить и на крахмальные зерна если не всех, то большинства растений, и в особенности эндосперма злаков. Исследования Lampe над развитием крахмальных зерен кукурузы, некоторых форм ее и исследования Александрова и Александровой[1] над крахмальными зернами пшениц подтверждают это предположение.

[1] Еще не опубликованы.

Рассмотрим несколько примеров в морфологии крахмальных зерен в базальной части эндосперма. Все они изображены на рис. 42.

Фрагмент *a* — набор крахмальных зерен сорта „Миннезота 13“ (К. 6057) зубовидной кукурузы. Почти все крахмальные зерна сложные или представляют собою продукты распадения сложных зерен. В базальной части эндосперма сложных зерен значительно больше, чем в периферическом районе роговидной ткани эндосперма того же сорта кукурузы (рис. 12), где сложных крахмальных зерен тоже не мало.

Фрагмент *b* — набор крахмальных зерен сорта „Мака-Джугара“ (К. 3434) из Узбекистана (Ширабадский агроцентр) кремнистой кукурузы. Крахмальные зерна округлые, простые, в среднем двух калибров: среди очень мелких рассеяны несколько более крупные. Сложных крахмальных зерен нет, за исключением одного двойного зерна.

В наборе крахмальных зерен из более верхних районов эндосперма кремнистой кукурузы сложные зерна имеются, и в немалом количестве (рис. 24).

Фрагмент *c* — сахарная кукуруза (К. 4642). Исключительное богатство и разнообразие сложных зерен, подобных крахмальным зернам риса или овса. И в верхних районах эндосперма такие сложные крахмальные зерна богато представлены (рис. 41, фрагмент *b*).

Фрагмент *d* — сорт „Mexico Morelos“ (К. 2695), крахмалистая кукуруза. Крахмальные зерна, за немногими исключениями, простые, в основном двух калибров. Некоторые из них, более крупные, находятся в состоянии разрушения диастатическим ферментом.

Фрагмент *e* — крахмалистая кукуруза из Аризоны в Американских штатах (К. 6906). Крахмальные зерна почти все простые округлые и крупные. Все находятся в стадии разрушения ферментом.

Фрагмент *f* — рисовая, лопающаяся кукуруза, сорт „White Rice“ (К.4591). Почти все крахмальные зерна округлые, простые. Признаков разъедания ферментом незаметно. В верхних районах эндосперма лопающейся рисовой кукурузы (рис. 32) сложных зерен также нет, а в периферическом районе роговидной ткани эндосперма рисовой кукурузы с матовой верхушкой (рис. 36) сложные крахмальные зерна встречаются в изобилии.

Итак, морфология крахмальных зерен в базальной части эндосперма зрелых зерновок различных форм кукурузы не вносит каких-либо новых черт для истории развития крахмального зерна в эндосперме кукурузы вообще, но, взамен этого, выявляет новые.

Прежде всего следует отметить, что крахмальные зерна, как сложные, так и простые, по величине делятся на две хорошо выраженные группы: группу мелких зерен и группу более крупных зерен. Надо полагать, что в эндосперме кукурузы существует два типа пластид: один — производящий мелкие крахмальные зерна, другой — крупные. Так как крупные и мелкие крахмальные зерна встречаются в одной и той же клетке, то производство мелких или крупных зерен пластидою кроется, по нашему мнению, не в каких-либо особенностях структуры и морфологии клетки, а именно в свойствах самих пластид. Будущие исследования, возможно, обнаружат эти свойства. Но почему мы так подчеркиваем разделение крахмальных зерен на две группы — крупных и мелких зерен?

Наличие рядом в одной клетке резко отличающихся друг от друга по величине двух групп крахмальных зерен, крупных и мелких, присуще эндосперму и других зерновых злаков, например пшенице, ячменю и пр. Прекрасные иллюстрации этому приводят Чирх-Эстерле (Tschirch-Oesterle, 1900) в своем известном атласе.

Как показывают фрагменты *d* и *e* нашего рис. 42, более крупные крахмальные зерна в первую очередь и относительно легко подвергаются действию диастатического фермента. Даже в зрелых покоящихся еще зерновках кукурузы крупные крахмальные зерна у крахмалистых форм уже заметно бывают разъедены. Следовательно крахмальные зерна крупного калибра состоят из вещества крахмала, более поддающегося воздействию диастаза, чем мелкие. Это конечно — существенная разница, имеющая интерес с точки зрения хозяйственно-промышленной.

Более детальное изучение степени распространения и свойств крупных и мелких крахмальных зерен в эндосперме различных форм кукурузы с целью отбора сортов, обладающих преимущественно тем или другим калибром крахмальных зерен, должно быть поставлено на очередь.

Подведем кратко итоги нашего исследования.

Задачей исследования было ознакомление с особенностями строения эндосперма всех основных типов зерна кукурузы, как зернового злака, имеющего большое промышленное и пищевое значение. Также и для систематики, для рационального распределения на естественные группы всего разнообразия форм кукурузы анатомический анализ эндосперма имеет некоторое значение. Исследование предпринято в контакте с секцией кукурузы ВИР, проводилось в секции анатомии ВИР. От секции кукурузы был получен подобранный соответствующим образом материал. В настоящей статье излагаются результаты лишь предварительного отчасти ориентировочного изучения анатомии зерна кукурузы. В дальнейшем исследование должно развернуться более широко, подвергнув анатомическому анализу все органы всех основных форм кукурузного растения.

Руководящим принципом при изучении строения эндосперма кукурузы и выявлении его особенностей был топографический, т. е. исследовалось строение различных, по нашему представлению наиболее характерных, мест эндосперма и производилось сравнение результатов изучения одних и тех же участков у различных форм. Преимущественное внимание было обращено на морфологию крахмальных зерен и прослоек белка между ними.

Исследования, предпринятые секцией анатомии ВИР с целью выяснения особенностей строения и морфологии крахмальных зерен ряда растений, в особенности зерновых бобовых и зерновых злаков, показали, что крахмальное зерно нельзя изучать обособленно, оторвано от той среды в клетке, которая его окружает. Наиболее важным компонентом клеточного содержимого по отношению к крахмальному зерну являются белковые отложения в клетке, среди которых крахмальные зерна погружены. Следовательно каждое крахмальное зерно полезнее всего для выявления его свойств как компонента клетки рассматривать и изучать как своеобразную систему.

По периферии эндосперма и вообще в роговидной ткани его крахмальные зерна, как правило, ограненные, угловатые. В мучнистой ткани эндосперма крахмальные зерна округлые. Прослойки белка между ограненными крахмальными зернами всегда зернистые, а между округлыми крахмальными зернами белок почти всегда без зернистости, гиалиновый. Следовательно морфология крахмальных зерен и морфология прослоек белка между ними находятся в какой-то взаимной связи.

Угловатая ограненная форма крахмальных зерен хорошо сохраняется лишь, когда крахмальные зерна находятся в полости клетки, когда вся система структуры клетки сильно не нарушена. Ограненные крахмаль-

ные зерна, выпавшие из полости клетки в окружающую препарат среду (воду), несколько разбухают и округляются. Особенно заметно изменяют свою морфологию после выпадения из полости клетки ограненные крахмальные зерна эндосперма восковой кукурузы.

Ограненные крахмальные зерна всегда плотно сомкнуты друг с другом, а округлые крахмальные зерна, наоборот, всегда рыхло расположены друг относительно друга в полости клетки. Однако нередко ограненные, плотно друг относительно друга сомкнутые крахмальные зерна не заполняют всей полости клетки, как это бывает в периферических слоях роговидной ткани эндосперма. Следовательно возникновение своеобразной морфологии ограненных угловатых крахмальных зерен не есть исключительно следствие взаимного давления крахмальных зерен друг на друга, а каких-то специфических особенностей в свойствах крахмалообразовательных пластид и в их деятельности.

В периферических районах ткани эндосперма большинства типов кукурузы встречаются сложные крахмальные зерна. Нередко сложных крахмальных зерен в периферических районах эндосперма бывает немало. Периферическая ткань эндосперма формируется рано в истории развития зерна, когда даже зародыш еще очень слабо диференцирован. Следовательно сложные крахмальные зерна у большинства форм кукурузы, за исключением сахарной и крахмально-сахарной, образуются в период примитивной стадии развития как зародыша, так и эндосперма и, возможно, являются образованиями, несущими на себе некоторые признаки примитивности морфологии. Сложные крахмальные зерна, в изобилии встречающиеся в эндосперме сахарной и крахмалисто-сахарной кукуруз, несомненно есть отражение той или другой степени дегенеративности этих форм.

Сложные крахмальные зерна и в особенности крахмальные зерна сахарной и крахмалисто-сахарной форм кукурузы окрашиваются от слабого раствора иода в фиолетовый цвет с преобладанием красноватого оттенка. Простые крахмальные зерна, как ограненные так и округлые, всех прочих форм кукурузы, за исключением восковой, окрашиваются от иода в цвет с преобладанием синих оттенков. Тот или другой оттенок окраски крахмальных зерен от растворов иода, как известно, связан с различной степенью конденсации углевода в вещество крахмального зерна. Крахмальные зерна восковой кукурузы окрашиваются в совершенно своеобразный цвет, с резким преобладанием красновато-желтоватых оттенков. Следовательно в состав крахмальных зерен эндосперма восковой кукурузы входит, не изменяя существенно их морфологии, какой-то компонент, существенно влияющий на окраску крахмальных зерен этой формы от растворов иода. Обращает на себя внимание, что в клетках эндосперма рисовой кукурузы прослойки белковых отложений развиты относительно очень сильно.

Среди крахмальных зерен каждой формы кукурузы можно всегда различить две группы, какова бы морфология их не была: группа относительно крупных крахмальных зерен и группа мелких крахмальных зерен. Особенно такая разница в калибре крахмальных зерен каждой клетки бросается в глаза в базальной части эндосперма. При этом заметно, что среди округлых крахмальных зерен более крупные в первую очередь подвергаются действию диастатического фермента. Мелкие крахмальные зерна и вообще сложные крахмальные зерна повидимому более противостоят воздействию диастатического фермента нежели крупные округлые зерна. Следовательно морфология крахмальных зерен повидимому находится в тесной связи с некоторыми особен-

ностями физической и отчасти даже химической структуры крахмального зерна. Морфология есть отражение внутренних свойств крахмального зерна как такового.

Необходимо изучить историю развития крахмальных зерен у различных форм кукурузы, дабы полнее понять особенности структуры крахмальных зерен и их свойства, ценные для целей промышленности и систематики.

Морфология и структура клеток алейронового слоя, а также их содержимого, относительно мало меняется у различных форм кукурузы. Но в зависимости от места обитания кукурузного растения содержание масла в клетках алейронового слоя повидимому различно, насколько об этом можно судить по результатам обработки препаратов раствором судан III.

Литература

1. Александров и Александрова. О крахмальном зерне и о методах его изучения. Социалистическое растениеводство № 14 (1934). — 2. Guilliermond, Mangenot et Plantefol. Traité de Cytologie végétale. Paris (1933). — 3. Кулешов. Некоторые особенности кукурузы Азии. Труды по прикл. бот., ген. и сел., 19, вып. 2, 325—374 (1928). — 4. Кулешов. Географическое распределение сортового разнообразия кукурузы на земном шаре. Труды по прикл. бот., ген. и сел., 20, 475—510 (1929). — 5. Mangelsdorf. The Genetics and Morphology of some Endosperm Characters in Maize. Bullet, 279. Connecticut Agr. Exper. Sta. June (1926). — 6. Meyer. Arthur. Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena (1895). — 7. Mottier. On certain plastids, with special reference to the protein bodies of *Zea, Ricinus* and *Conopholis* Annals of Botany, 35, 349—364 (1921). — 8. Lampe. A microchemical and morphological study of the developing endosperm of maize. Botan. Gaz. 91, 337—376 (1931). — 9. Nageli. Die Stärkekörner. Zürich (1858). — 10. Reichert. The Differentiation and Specificity of Starches in Relation to Genera, Species etc. Washington (1913). — 11. Sturtevant. Varieties of Corn. U. S. A. Dep. of Agr. Bull. 57, Washington (1899). (Цитиров. по Кулешову, 4).—12. Tschirch und Oesterle. Anatomischer Atlas der Pharmakognosie und Nahrungsmittelkunde. Leipzig (1900). — 13. Tunmann-Rosenthaler. Pflanzenmikrochemie. Berlin, S. 248 (1931). — 14. Weatherwax. The Story of the Maize Plant. Chicago (1923). — 15. Weatherwax. The endosperm of *Zea* and *Coix*. American Journal of Botany, 17, 371—380 (1930). — 16. Zimmermann A. Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Eine kritische Literaturstudie. Jena (1896). (Цитировано по Tischler. Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin, 1921). — 17. Чекотило. К вопросу о выборе сорта кукурузы для промышленной переработки. Пищевая промышленность, № 4-5, 1925.

W. G. ALFXANDROV und M. S. JAKOWLEV

Die Morphologie des Korns und der Bau des Endosperms bei verschiedenen Formen von Zea Mais L.

Zusammenfassung

Die Aufgabe vorliegender Untersuchung bestand in der Erweiterung unserer Kenntnisse über den Bau des Endosperms bei allen Haupttypen des Maiskorns, als eines Getreides von grosser industrieller und nährstofflicher Bedeutung. Auch für die Systematik, die rationelle Einteilung der ganzen Mannigfaltigkeit der Maisformen in natürliche Gruppen hat die anatomische Analyse des Endosperms eine gewisse Bedeutung.

Die Untersuchung wurde im Kontakt mit der Abteilung für Mais am Institut für Pflanzenbau unternommen und in der Abteilung für Anatomie des genannten Institutes durchgeführt. Das entsprechend gewählte Mate-

rial wurde von der Abteilung für Mais erhalten. Im vorliegenden Aufsatz sind die Ergebnisse des bloss vorläufigen, zum Teil der Orientierung dienenden Studiums der Anatomie des Maiskorns wiedergegeben. Im weiteren ist eine umfassendere Untersuchung in Aussicht genommen, welche sämtliche Organe aller Hauptformen der Maispflanze einer anatomischen Analyse unterziehen wird.

Das leitende Prinzip beim Studium des Endosperms des Maiskorns und der Feststellung seiner Eigentümlichkeiten war das topographische, das heisst, untersucht wurde der Bau verschiedener, unserer Meinung nach am meisten charakteristischer Stellen des Endosperms, und das Ergebnis des Studiums derselben Abschnitte bei verschiedenen Formen mit einander verglichen. Das Hauptaugenmerk war auf die Morphologie der Stärkekörner und der Eiweisschichten zwischen denselben gerichtet.

Die von der Abteilung für Anatomie zum Zwecke der Aufklärung der Eigentümlichkeiten und der Morphologie der Stärkekörner einer Reihe von Pflanzen, insbesonders der Bohnengewächse und des Getreides, vorgenommenen Untersuchungen hatten erwiesen, dass das Stärkekorn nicht isoliert und von dem dasselbe in der Zelle umgebenden Milieu getrennt studiert werden kann. Die wichtigste Komponente des Zellinhalts in Beziehung auf das Stärkekorn bilden die Eiweissablagerungen in der Zelle, in welchen die Stärkekörner eingebettet sind. Infolgedessen erscheint es von Nutzen jedes Stärkekorn zwecks Aufklärung seiner Eigenschaften als Zellenkomponente, als eigenartiges System zu betrachten und zu studieren.

An der Peripherie des Endosperms und in dem Horngewebe überhaupt, sind die Stärkekörner in der Regel kantig, eckig, im mehligen Gewebe des Endosperms dagegen rundlich. Die Eiweisschichten zwischen den kantigen Stärkekörnern sind stets körnig, zwischen den rundlichen dagegen ohne Körnigkeit und hyalin. Zwischen der Morphologie der Stärkekörner und derjenigen der Eiweisschichten besteht also ein gewisser Zusammenhang.

Die eckig-kantige Form der Stärkekörner erhält sich nur so lange als sich die Körner innerhalb des Zellraums befinden, so lange das ganze System des Zellbaus keine starke Störung erlitten hat. Wenn die kantigen Stärkekörner aus dem Zellraum in das sie umgebende Milieu, das Wasser, gelangen, quellen sie bis zu einem gewissen Grade auf und runden sich ab. Besonders deutlich ändert sich nach dem Verlassen des Zellraums die Morphologie der kantigen Stärkekörner des Endosperms bei Wachsmais.

Die kantigen Stärkekörner liegen stets fest aneinander, die abgerundeten sind dagegen im Zellraum immer locker gelagert. Doch nicht selten füllen die gedrängt gelagerten kantigen Stärkekörner den Zellraum nicht ganz aus, wie dieses in der Peripherieschicht des Horngewebes des Endosperms vorzukommen pflegt. Folglich ist das Auftreten der eigenartigen Morphologie der eckig-kantigen Stärkekörner nicht ausschliesslich die Folge ihres gegenseitigen Druckes auf einander, sondern irgendwelcher spezifischer besonderer Eigenschaften der stärkebildenden Plastiden und ihrer Aktivität.

In den Gebieten an der Peripherie des Endospermgewebes der Mehrzahl der Maistypen sind zusammengesetzte Stärkekörner anzutreffen. Zuweilen ist in den Peripheriegebieten die Anzahl der zusammengesetzten Stärkekörner nicht unerheblich. Das Peripheriegewebe des Endosperms kommt im Verlauf der Entwicklung des Korns früh zur Ausbildung, sogar schon dann, wenn der Embryo noch sehr schwach differenziert ist. Folglich bilden sich die zusammengesetzten Stärkekörner bei der Mehrzahl der Maisformen mit Ausnahme von Zucker-und Stärke-Zuckermais während des

primitiven Entwicklungsstadiums sowohl des Embryo als auch des Endosperms und sind möglicherweise Bildungen, die in sich gewisse Merkmale einer primitiven Morphologie tragen. Die im Zucker-und Zuckerstärkemais reichlich anzutreffenden zusammengesetzten Stärkekörner bilden unzweifelhaft den Nachklang des einen oder anderen Grades der Degeneration dieser Formen.

Die zusammengesetzten Stärkekörner von Zucker-und Zuckerstärkemais färben sich in schwacher Jodlösung violet mit überwiegend roten Farbentönen. Einfache Stärkekörner, sowohl die kantigen wie die rundlichen der übrigen Maisformen, mit Ausnahme von Wachsmais, nehmen in Jod eine Färbung an, in der blaue Farbentöne überwiegen. Diese oder jene Schattierung in der Färbung der Stärkekörner durch Jodlösung steht, wie bekannt, mit dem Grad der Kondensation von Kohlenhydrat im Stoff der Stärkekörner in Zusammenhang. Die Stärkekörner von Wachsmais nehmen eine ganz eigenartige Färbung mit scharfem Überwiegen rötlichgelber Töne an. Folglich gehört zu der Zusammensetzung der Stärkekörner des Endosperms von Wachsmais eine Komponente, welche ohne die Morphologie wesentlich zu ändern auf die Färbung der Körner durch Jodlösung einen wesentlichen Einfluss ausübt. Zu beachten ist, dass in den Endospermzellen von Reismais die Schichten der Eiweissablagerungen verhältnismässig sehr stark ausgebildet sind.

Unter den Stärkekörnern einer jeden Maisform, gleichviel welches ihre Morphologie, lassen sich stets zwei Gruppen unterscheiden: eine Gruppe verhältnismässig grosser und eine solche kleiner Körner. Besonders auffällig ist dieser Unterschied in der Grösse der Stärkekörner einer jeden Zelle im basalen Teil des Endosperms. Dabei kann man bemerken, dass unter den rundlichen Stärkekörnern die grösseren zuerst der Einwirkung von diastatischem Ferment unterworfen sind. Die kleineren und überhaupt die zusammengesetzten Körner besitzen offenbar eine grössere Widerstandskraft gegen diastatisches Ferment als die grossen abgerundeten. Folglich scheint also ein enger Zusammenhang zwischen der Morphologie der Stärkekörner und einigen Eigentümlichkeiten des physischen und zum Teil sogar des chemischen Baues derselben zu bestehen. Die Morphologie ist der Ausdruck der inneren Eigenschaften des Stärkekorns als einer solchen.

Zu einem volleren Verständnis der Eigentümlichkeiten des Baues der Stärkekörner und ihrer Eigenschaften, die sowohl für die Industrie als auch die Systematik von Bedeutung sind, bedarf es des Studiums der Entwicklung der Stärkekörner bei verschiedenen Maisformen.

Morphologie und Bau der Zellen der Aleuronschicht sowie deren Inhalt weisen bei den verschiedenen Maisformen wenige Unterschiede auf. Dagegen scheint der Ölgehalt in den Zellen der Aleuronschicht in Abhängigkeit von dem Standort verschieden zu sein, soweit sich darüber nach den Ergebnissen der Berarbeitung der Präparate mit Sudan III-Lösung urteilen lässt.

Die Arbeit ist ausgeführt in der Abteilung für Anatomie des Institutes für Pflanzenbau.

Detskoje Sselo,
Dezember 1934

С. Н. ТЮРЕМНОВ

Некоторые данные о сфагнах Европейской части Союза ССР

Из работ Научно-исследовательского института по торфяной промышленности — Инсторф, Москва

С 1 рисунком

(Получено 11/V 1934)

За последние годы появилось большое количество геоботанических работ по исследованию отдельных районов Союза. Эти работы дают очень богатый материал по географии и экологии сфагновых мхов. Некоторые из них посвящены специально сфагновым мхам, другие вопроса о мхах касаются лишь косвенно, но представляют значительный интерес для изучающих этот вопрос. А часть накопленного исследовательского материала — и, как кажется, очень большая— остается еще неопубликованной. В частности Инсторфом, начиная с 1919 г., почти ежегодно проводились экспедиционные работы по исследованию торфяных болот Союза, и собран богатый материал— более 6000 гербарных листов. Кроме того, многие исследователи присылали сфагновые мхи Инсторфу (Герасимову, Тюремнову) специально для определения. Это составило еще несколько тысяч листов. Весь этот материал полностью пока не проработан, и наименее проработанной является систематика сфагнов.

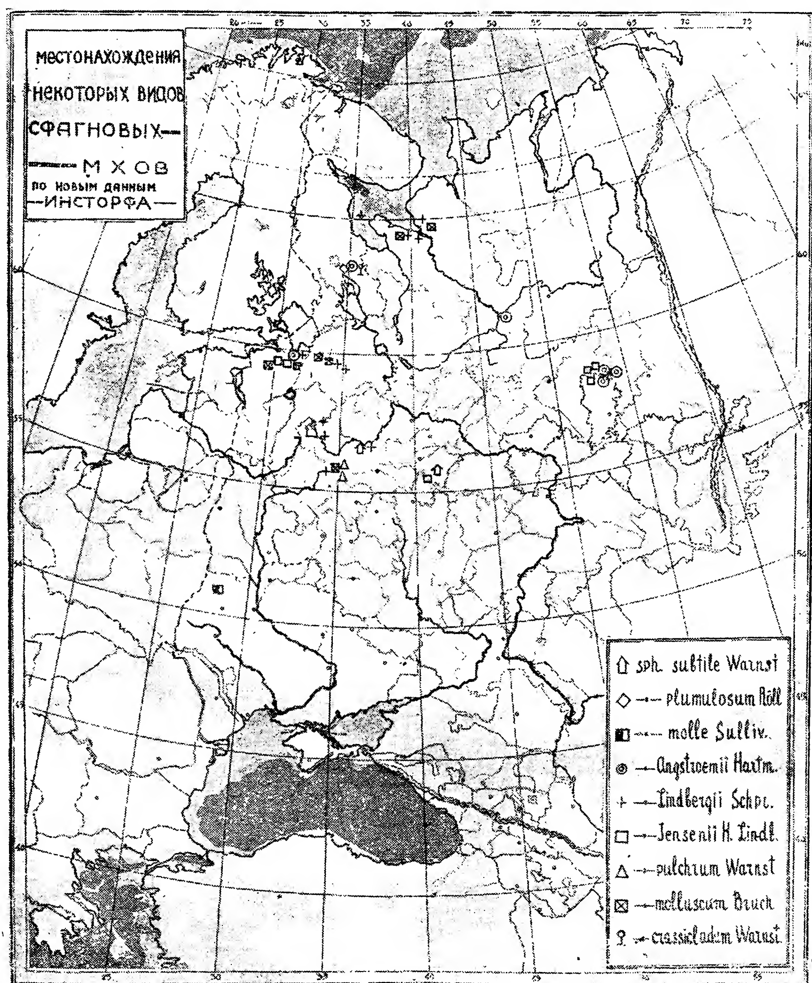
Для настоящей работы мы взяли из имеющегося материала лишь наиболее интересные виды сфагновых мхов.

Некоторые из этих находок были посланы для проверки правильности определения проф. Пауль (Мюнхен): *Sphagnum plumulosum* Röll, *Sph. crassicladum* Warnst. и некоторые гербарные листы *Sph. Jensenii* Dus. и *Sph. pulchrum* (Lindb.) Warnst. За его любезное содействие приношу ему глубокую благодарность. Синонимика видов принята нами по Варнсторфу (Warnstorf, 1911).

Вопросом о географической приуроченности сфагновых мхов отдельные исследователи заинтересовались давно. Еще Навашин в 1889 г. читал доклад „О географическом распространении видов *Sphagnum* в средней России“, пытаясь установить зональность некоторых из немногих известных тогда видов мхов: *Sph. fimbriatum*, *Sph. Wulfianum*, *Sph. fuscum*. С тех пор данные Навашина значительно дополнялись и изменялись по мере накопления фактического материала по этому вопросу.

Как один из этапов можно указать работу Герасимова (1926), который отметил широкую распространенность в западных районах Союза *Sph. contortum*, *Sph. amblyphyllum* и *Sph. cymbifolium* при почти полном отсутствии их на Урале.

К настоящему времени приуроченность к определенным географическим районам установлена еще для целого ряда сфагнов.



Настоящая работа имеет целью собрать воедино накопившиеся у Инсторфа данные о новых находках некоторых видов сфагновых мхов, которые в связи с имеющимися литературными данными послужат и к установлению или подтверждению уже установленных ареалов распространения для этих видов.

1. Sph. subtile (Russ.) Warnst

В гербарии Инсторфа *Sph. subtile* имеется из двух местонахождений: 1) болото Галицкий Мох, Завидовского района Московской области, где он встречается в виде отдельных кочек высотою 20 — 40 *см*,

на песчаном берегу в притеррасной части торфяника, близ дер. Мелкова (20/VIII 1925, Тюремнов); 2) болото Соколье Меленковского района Ивановской области, где он найден по сосновому сырому бору по окраине болота, в виде часто встречающихся точек (9/V 1927, Тюремнов.)

На первый взгляд по внешней форме и окраске *Sph. subtile* (Russ.) Warnst. очень похож на *Sph. acutifolium*, но уже при макроскопическом определении замечается значительно меньший размер головки и изящество стебелька, характерные по Варнсторфу для *Sph. subtile*.

При микроскопическом определении Варнсторф в качестве отличий *Sph. acutifolium* от *Sph. subtile* дает два основных признака. Это размер стеблевого листа и характер пор ветвяного листа: для *Sph. subtile* размер стеблевого листа он дает менее 1 *мм*, для *Sph. acutifolium* более 1 *мм*. Листья ветвей *Sph. acutifolium* на наружной стороне только с полукруглыми или полуэллиптическими комиссуральными порами, расположенными рядами. Листья ветвей *Sph. subtile* на наружной стороне — с многочисленными круглыми, полукруглыми и полуэллиптическими порами, расположенными в ряды.

Эти диагностические различия весьма незначительны, и Руссов (Russow, 1894), впервые описавший *Sph. subtile*, отнес его к разновидности *Sph. acutifolium Ehrh.* var. *subtile* Russ.

Указание о нахождении *Sph. subtile* имеется для б. Вологодской губ. Тотем. у. (Корчагин), но автор скорее относит его к разновидности *Sph. acutifolium*.

Я также склонен не выделять *Sph. subtile* в самостоятельный вид, как это сделал Варнсторф (1903), а считать его как разновидность *Sph. acutifolium* по старой синонимике Руссова. Поэтому имеющиеся у нас гербарные экземпляры отношу к *Sph. acutifolium* Ehrh. var. *subtile* Russ.

2. Sph. plumulosum Röll. (Sph. subnitens Russ. et Warnst.)

В Европейской части Союза было известно давно одно местонахождение этого вида: в Московской обл. у ст. Подсолнечная, где он собран Цикендратом (3/VII 1891) in tiefen Sümpfen. В 1901 г. собрал его Цикендрат в Сев.-Двинском районе. Поле нашел его (28/VII 1904) на Соловецких островах на торфяном болоте. Имеется одно указание на его нахождение для окрестностей Ленинграда (Раменский, 1908).

Для западной Европы Мелин (Melin, 1913) указывает на довольно широкое распространение *Sph. plumulosum* в Швеции. Микутович (I. Mikutowicz, 1913) приводит восемь местонахождений для Прибалтики (б. Курляндия, Эстляндия, Лифляндия).

Относительно местообитания *Sph. plumulosum* Варнсторф (1911) указывает: „Subarktisches Europa und Mitteleuropäisches Gebiet: in Brüchen und schattigen Waldmooren, sowie an Gräben und Wiesenmooren, bisweilen auch an nassen Schiefer- u. Kalk-felsen verbreitet“.

По нашим данным, а также по некоторым литературным указаниям, местообитания, приводимые Варнсторфом, не характерны.

Нами этот вид собран в Карелии на болоте Лети-Ручей в 4 *км* от ст. Надвоицы Кировской ж. д., на низинном гипновом болоте, на кочках вместе со *Sph. Warnstorfii* среди мохового покрова из *Drepanocladus vernicosus*, *Camptothecium trichoides*, *Carex lasiocarpa*, *Carex chordorrhiza* (8/IX 1931, Тюремнов).

По внешнему виду *Sph. plumulosum* похож на *Sph. Warnstorfii*, но отличается от последнего грязновато-желтоватой окраской, богатой оттенками для отдельных экземпляров.

3. Sph. molle Sulliv.

Зеров (1932) впервые для Европейской части Союза приводит данные о местонахождении редкого вида сфагна *Sph. molle* Sulliv.: он найден им на двух болотах северо-западной части Украины: болото Дедово-озеро и болото Гвоздь.

В 1929 г. мною проводилось исследование одного из этих болот (б. Гвоздь), и в моих дневниках приводятся данные об экологических условиях и для этого вида сфагнов, который в то время не был мною правильно опознан.

Поскольку Зеров сведений об экологии этого вида в своей работе не дает, а он был встречен мною в весьма редкой ассоциации, считаю интересным отметить в настоящей работе состав этой ассоциации: *Rhynchospora alba* + *Molinia coerulea* + *Carex pauciflora* + *Sph. papillosum* + *Sph. molle*, где *Sph. papillosum* образует основной фон. Это редкая ассоциация на переходных болотах мною при моих многочисленных исследованиях была встречена только еще раз — на болоте Долгое в Ивановской области в 1927 г., но без *Sph. molle*.

4. Sph. Ångstroemii Hartm.

Sph. Ångstroemii относится, как и *Sph. Lindbergii*, к арктическим видам. Варнсторф (1911) указывает границу его распространения 60—77° с. ш.

Он известен в нашей литературе — в границах, указанных Варнсторфом, — для Северного Урала (Поле), окрестностей Архангельска (Шенников и Голубева), б. Вологодской губернии, Вельский и Тотемский уезды (Корчагин), для б. Северо-Двинского округа (собрано Работновым, определение Герасимова.) По данным Городкова, этот вид получает широкое распространение на северо-востоке Сев. Урала (6 местонахождений). Леонтьев указывает на большое его распространение в области Коми по Вычегде. Герасимов (1931) указывает на довольно частую встречаемость его в тундровой зоне Западной Сибири.

По условиям своего местообитания *Sph. Ångstroemii* относится к видам, встречающимся в переходных обводненных топях, как это указано нами для Карелии и ряда местонахождений Горьковского края. Встречается он в виде слабо приподнятых светлозеленых площадок, занимающих площади нередко в несколько квадратных метров. В подобных же условиях описан он Леонтьевым (1933) для области Коми, Корчагиным (1928) для б. Вологодской губ., Работновым (1929) на бол. Гладкое в истоках р. Андоги б. Северо-Двинского района.

Карелия. Близ г. Повенца на водоразделе Матко-озера и Влад-озера по торфяникам между сельгами вместе с *Betula nana*, *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Sph. Dusenii* и *Sph. recurvum* v. *majus*. *Sph. Ångstroemii* образует сплошные светлозеленые слабо приподнятые площади (8 IX 1931, Тюремнов).

Северный край. Б. Северо-Двинский округ. В 10 *км* от г. Котлас близ д. Борки на сфагновой топи со *Sph. obtusum* (20/XII 1930, Бемов); б. Северо-Двинский округ, близ г. Котлас, болото Оленьи ямы (3/IX 1930, Бемов).

Ленинградская область. Мгинский район в 15 *км* от дер. Винягоново на болоте Ковригинский мох по переходной топи из *Sph. parvifolium* и мочажин

Sph. cuspidatum и *Sph. Dusenii* с травянистым покровом из *Carex lasiocarpa, C. rostrata, Comarum palustre, Menyanthes trifoliata* (1931, М. А. Грунвальд).

Горьковский край. Синегорский район, болота Зеленые Веретья (10/IX 1932, Ю. В. Еркова); Синегорский район, болото Безымянное. В ассоциации с *Pinus silvestris* + *Betula pubescens* + *Carex lasiocarpa*+*Sph. parvifolium* + *Sph. medium*. Встречается отдельными пятнами (12/IX 1932, Л. Г. Кузнецова).

Последние работы Леонтьева и наши данные о новых местонахождениях *Sph. Ångstroemii* говорят о широком распространении его на северо-востоке Европейской части Союза, тогда как на северо-западе он повидимому встречается реже. Из новых находок мы имеем для северо-запада лишь две, относящиеся: одна к Карелии и одна к Ленинградской области.

5. Sph. Lindbergii Schimp.

Sph. Lindbergii получает широкое распространение в северной части Европы и Азии. Южные местонахождения *Sph. Lindbergii* известны в Западной Европе, главным образом на горных болотах Чехо-Словакии в Riesengebirge — Рудольф (Rudolph), Фирбас (Firbas), Сигмонд (Sigmond, 1928) и в Прибалтике — Микутович (1913). Довольно большое количество местонахождений имеется в Швеции — Мелин (Melin, 1913).

В Европейской части Союза этот вид известен довольно широко на севере: по данным Докукина (1929) и Булавкиной (1927) *Sph. Lindbergii* получает широкое распространение на торфяниках Кольского полуострова; Шенников и Голубева (1929) указывают десять местонахождений для окрестностей Архангельска.

В северной части Западной Сибири Газе (1930) указывает много местонахождений по сборам Б. Н. Городкова.

За последние годы установлен ряд значительно более южных местонахождений этого вида; так в б. Вологодской губернии Корчагин (1928) отмечает одно местонахождение в б. Тотемском уезде, Бронзов собрал его в б. Ярославской губ. у д. Шахметовой. В Ленинградской области известны местонахождения на болоте Блудное (сборы Алабышева, определение Герасимова); на Шуваловском торфянике близ Ленинграда — Ануфриев (1931). В южной части Западной области Богдановская-Гиенэф (1933) отмечает четыре местонахождения этого вида на Полистовско-Ловатском массиве. Это одно из наиболее южных из известных местонахождений.

Sph. Lindbergii встречается в виде трех разновидностей, которые отличаются главным образом величиной ветвяных листьев: var. *macrophyllum* Warnst. имеет ветвян. листья 2—3 *мм* длиной, var. *mesophyllum* Warnst. имеет ветвян. листья 1,5—1,6 *мм* длиной, var. *microphyllum* Warnst. (*S. lenense* H. Lindb.) имеет листья 0,8 *мм* длиной.

В Западной Европе указываются главным образом нахождения разновидности var. *macrophyllum* — Riesengebirge (Лимприхт, Рудольф, Фирбас, Сигмонд) и реже var. *mesophyllum* (Микутович). В Швеции Мелин указывает главным образом на нахождения var. *mesophyllum*.

Для Европейской части Союза, в Северном крае, район Архангельска, Шенников и Голубева из 11 местонахождений указывают 6 местонахождений — var. *mesophyllum*, 4 — var. *macrophyllum* и 1 — var. *microphyllum*. В средней части Союза наши находки относятся главным образом к var. *macrophyllum*. Для северо-востока явля-

ются характерными нахождения var. *microphyllum* (*Sph. lenense* H. Lindb.) (Городков в сев. части Урала и Западной Сибири). Эта разновидность Бронзовым была собрана в массовом количестве на ряде болот по р. Лене в районе Якутска (62° с. ш. и 129° 43″ в. д. от Гринвича). Герасимов (1931) отмечает частую встречаемость ее для Западной Сибири. Савич (1932) указывает на нахождения var. *mesophyllum* для Камчатки. Как видно из этих данных, каждая из указанных разновидностей имеет свой ареал распространения. Var. *macrophyllum*, как по имеющимся литературным данным, так и по нашим находкам, встречается на верховых болотах. По нашим данным он был встречен на неглубоких участках верхового болота, расположенных чаще близ берегов, т. е. в условиях более богатого минерального питания. Богдановская-Гиенэф указывает, что *Sph. Lindbergii* var. *macrophyllum* был найден в Полистовско-Ловатском массиве в условиях более обильного увлажнения и минерального питания (по сравнению с типичными частями верхового болота).

Северный край. Соловецкие острова, болото Фаворское, по верховому участку в мочажинах со *Sph. Dusenii* и *Sph. balticum* (16/IX 1930, Д. А. Бегак); Соловецкие острова, болото Печуга, по верховому болоту в мочажинах — var. *mesophyllum* Warnst (15 IX 1930, Д. А. Бегак); болото Шихириха близ Архангельска, верховое болото в мочажинах со *Sph. Dusenii* и *Sph. balticum* (25/VII 1930, М. М. Овсянникова); болото Большой Мох близ Архангельска. По краю мочажин на верховом болоте — var. *macrophyllum* (30/VII 1930, М. М. Овсянникова); остров Повракульский (6/VIII 1930), остров Бревенник близ Архангельска — устье Северной Двины, по мочажинам на верховом участке — var. *macrophyllum* (11/VIII 1930, М. М. Овсянникова).

Ленинградская обл. Болото Гладкий мох близ разъезда Жихарево Мурм. ж. д. (29/VII 1929 Е. С. Истомина); Малуксинский Мох близ разъезда Русиново Мурм. ж. д., по окраине верхового болота в мочажинах вместе со *Sph. Dusenii* и *Sph. riparium* (22/VII 1929, Е. С. Истомина) — 4 местонахождения и кроме того собрано С. Н. Тюремновым (15/IX 1927); Зеленецкий Мох близ г. Тихвина (2/VII 1929, Е. И. Истомина); Соколий Мох, близ раз. Русиново Мурманск. ж. д. на верховом участке в покрове между кочек со *Sph. papillosum, Sph. Dusenii* (17/VII 1929, Е. С. Истомина).

Западная область. Болото Крутецкий Мох в 15 *км* к северо-западу от г. Осташкова. На верховом участке по окраине болота в мочажинах со *Sph. Dusenii* var. *macrophyllum* (25/VIII 1932, С. Н. Тюремнов); болото Жарковский Мох в 40 *км* к югу от ст. Нелидово М.-Б.-Б. ж. д. — в мочажинах вместе со *Sph. Dusenii*, на дренированном участке близ края болота var. *macrophyllum* (20 IX 1930, С. Н. Тюремнов); болото Свитский Мох в 40 *км* к востоку от ст. Никитино М.-Б.-Б. ж. д. В северной части по окраине болота на верховом участке между кочек *Sph. medium*, в мочажинах со *Sph. Dusenii*+*Sph. parvifolium* (30/VI 1930, М. М. Овсянникова).

Московская область. Болото Оршинский Мох в 20 *км* к востоку от г. Калинина. По окраине верхового болота на мелко-залежном участке близ озера Святое между кочек в мочажине вместе со *Sph. Dusenii* — 2 местонахождения (VII 1931, М. М. Овсянникова).

Ряд авторов до последнего времени рассматривали находки *Sph. Lindbergii* в средней полосе как реликт ледникового периода. Богдановская-Гиенэф (1933) считает это необоснованным, так как это не подтверждается данными стратиграфии торфяных болот. Произведенные нами изучения залежи торфяных болот окрестностей Архангельска показали на большую распространенность *Sph. Lindbergii* в этих залежах, начиная с самых низших горизонтов и кончая современным растительным покровом. В средних же районах он нами не был еще до сего времени найден в залежи, что как будто указывает на появление его здесь лишь в самое последнее время.

6. Sph. Jensenii H. Lindb.

Указывается для отдельных районов Союза: в Ленинградской области Ануфриевым (1931); в Полистовском районе—Аболиным

(1914); по Печоре и в Ивановской области—Кацом (1927). В последнее время Богдановская-Гиенэф указывает ряд местонахождений в Полистовско-Ловатском районе (1933). Для Белоруссии известны три местонахождения (Тюремнов). Для западной Сибири Герасимов (1931) указывает на единичные нахождения.

Характерным местообитанием для *Sph. Jensenii* служат сильно обводненные участки по окраинам верховых, иногда переходных болот, чаще в покрове с *Carex lasiocarpa, C. rostrata, Scheuchzeria palustris*. По своей экологии *Sph. Jensenii* очень близок к *Sph. pulchrum*.

Этот вид на северо-востоке получает довольно широкое распространение (по данным Каца и по материалам экспедиции Инсторфа) в Омутнинском районе Горьковского края.

Ленинградская область. Болото Гладкий мох близ ст. Жихарево Мурманской ж. д. По мочажинам верхового болота вместе со *Sph. Dusenii* — 2 местонахождения (29/VI 1929, Е. С. Истомина); болото Пятницкий Мох близ г. Ленинграда, по окраинам мочажины (24/VI 1929, Е. С. Истомина).

Ивановская область. Меленковский район, болото Долгое в 6 *км* от г. Меленки по сфагновой топи вместе со *Sph. Dusenii* + *Rhynchospora alba* (Тюремнов).

Горьковский край. Кайский район, болото Дымное, по сфагновой топи вместе со *Sph. recurvum* (10/VII 1932, Д. А. Бегак); Синегорский район, болото Безымянное. Топь с *C. limosa, Scheuchzeria palustris,* с небольшим количеством *Menyanthes trifoliata* и покровом *Sph. papillosum* (14/VII 1932, Л. Г. Кузнецова); Синегорский район, болото Чистое. Чисть из *C. limosa* + *Sph. subsecundum* + *Sph. recurvum* — 2 местонахождения (21/IX 1932, Ю. В. Еркова и Л. Г. Кузнецова).

7. Sph. pulchrum (Lindb.) Warnst.

Наша литература дает следующие данные об ареале распространения *Sph. pulchrum* (Lindb.) Warnst.: Мурманский край (Докукин, 1929), б. Вологодская губ. (Корчагин — 2 местонахождения в б. Кадниковском у.), ЦПО, где он встречается спорадически (данные Бронзова, Герасимова, Поле), б. Новгородская губ. (Спиридонов). Богдановская-Гиенэф (1932) указывает его для Полистовского района Западной области, Тюремнов (1932) имел четыре нахождения его в средней и северной части Белоруссии. Савич (1932) указывает для Камчатки 2 местонахождения (собр. Раменским).

Новые нахождения *Sph. pulchrum* (Lindb.) Warnst. относятся к Западной области:

Болото Будянский Мох в 20 *км* к северо-западу от г. Белого. Встречен по окраине болота, в обводненной топи среди *Pinus silvestris, Carex lasiocarpa* + *Sph. medium* + *Sph. pulchrum* (20 VII 1932, Н. У. Спицына); болото Жарковский Мох в 40 *км* к югу от ст. Нелидово М.-Б.-Б. ж. д. — сфагновая топь по окраине болота из *Sph. recurvum* var. *majus* и *Sph. obtusum*. *Sph. pulchrum* занимает на них большие площади с редким покровом *Eriophorum angustifolium, Rhynchospora alba, Menyanthes* (22/IX 1931, С. Н. Тюремнов).

Условия местообитания *Sph. pulchrum* (Lindb.) Warnst. при новых находках сходны с теми, на какие имеются указания у Богдановской-Гиенэф для Полистовского района и у Тюремнова для Белоруссии.

Богдановской-Гиенэф он собран на сфагновых переходных топях вместе со *Sph. apiculatum, Sph. Jensenii*.

В Белоруссии, по указанию Тюремнова, *Sph. pulchrum* (Lindb.) Warnst. встречается чаще по окраинам верховых подтопляемых болот, образуя сплошной покров вместе со *Sph. Dusenii, Sph. Jensenii*.

8. Sph. molluscum Bruch.

Вид получает широкое распространение в Западной Европе [Микутович, Томсон (Thomson), Освальд]. В европейской части Союза известен для следующих районов: Северный край, близ Архангельска (Шенников и Голубева), Соловецкие острова (Поле), Ленинградская область (Богдановская-Гиенэф), северо-западная часть Украины и Белоруссия (Тюремнов), северная часть б. Новгородской губ. (Доктуровский) и южный берег озера Ильмень (Курский).

Савич (1932) указывает на находки его на Камчатке в тундрах по берегам озер.

Как видно из приведенного перечня, местонахождений *Sph. molluscum* для европейской части Союза известно сравнительно немного, и все они приурочены к западной части Союза: *Sph. molluscum* является, как известно, атлантическим видом.

Встречается он, главным образом, на верховых болотах в грядово-мочажинных комплексах, чаще располагаясь на контакте между кочками и мочажинами. В подобных условиях местообитания встречено было большинство известных нам нахождений. Богдановской-Гиенэф он встречен дважды на Полистовско-Ловатском массиве Западной области в больших количествах в полосах озерно-денудационных комплексов.

Мною в сев.-зап. части Украины в б. Коростеньском округе на бол. Гвоздь близ ст. Белокоровичи *Sph. molluscum* был встречен на переходном болоте в ассоциации *Carex lasiocarpa*, *C. pauciflora*, *Sph. papillosum* (1928).

Северный край. Болото Шириха близ Архангельска. В грядово-мочажинном комплексе на склоне кочки (25/VII 1930, М. М. Овсянникова); болото Большой Мох близ Архангельска, по грядово-мочажинному комплексу (30/VII 1930, М. М. Овсянникова).

Ленинградская область. Болото Зеленецкий Мох близ г. Тихвина. В грядовомочажинных комплексах, в 3 местонахождениях (2/VII 1929, 3/VII 29, 7/VII 29, Е. С. Истомина); Болото Гладкий Мох близ ст. Жихарево Кировск. ж. д. На верховом несколько дренированном участке близ озера Люнасарское *Sph. molluscum* занимает собой склоны кочек вместе со *Sph. rubellum* и *Sph. balticum* (11/VIII 1927, С. Н. Тюремнов); Порзоловское болото близ Ленинграда. По склонам кочек на верховом болоте (14/VI 1929, Е. С. Истомина); Кленское болото (20/VI 1929, Е. С. Истомина); Пятницкое болото (24/VI 1929, Е. С. Истомина).

Западная область. Болото Жарковский Мох в 40 *км* к югу от ст. Нелидово М.-Б.-Б. ж. д. По верхнему болоту между кочек *Sph. medium* в понижениях в большом количестве вместе со *Sph. parvifolium* и *Sph. Dusenii* (22/IX 1931, С. Н. Тюремнов).

Интересно отметить разорванный ареал распространения некоторых видов, как *Sph. molluscum*, *Sph. pulchrum*, известных для западных районов европейской части Союза и для крайнего востока — Камчатки (Савич).

9. Sph. crassicladum Warnst.

До сего времени он известен лишь на Кавказе (Федченко, Зедельмейер, 1927) в виде разновидности var. *intermedium* f. *leptocladum* на Кабулетских болотах в Аджаристане (Доктуровский) и на Потийских болотах близ Батума, где встречается нередко.

В Западной Европе *Sph. crassicladum* имеет довольно широкое распространение и известен там для горных районов.

Нами собран в Карелии к северу от Онежского озера близ г. Повенец на водоразделе Влад-озера и Матко-озера в воде озерка среди верхового болота. Образует под водой близ берега сплошной покров (5/IX 1931, С. Н. Тюремнов).

Довольно мощная зеленая форма, стебли до 15—25 *см* длины с ветвяными листьями длиною до 1,5—2,0 *мм* и шириною до 1—1,5 *мм* относится к var. *diversifolium* Warnst.

Литература

1. Алабышев А. А. Очерк растительности поймы правого берега реки Волхова от д. Слутки до р. Пчевти. Матер. по исслед. р. Волхова и его бассейна. 1926. — 2. Андреев В. Н., Дедов А. А., Самбук Ф. В. Оленьи пастбища Северного края. 1931. — 3. Ануфриев Г. И. Определитель главнейших болотных и лесных мхов. 1930. — 4 Богдановская-Гиенэф И. Д. Растительный покров верховых болот Русской Прибалтики. Труды Петергофского Ест.-научн. инст., т. V, 1928. — 5. Богдановская-Гиенэф И. Д. О распространении некоторых видов сфагнов на Полистовских болотах. Ботан. журн. СССР, т. 18, № 1-2, 1933. — 6. Булавкина А. А. Материалы по растительности вдоль линии Мурманской ж. д. Изв. главн. бот. сада СССР, т. XXII, вып. 2, 1927. — 7. Газе О. Ф. Список сфагновых мхов, собранных Б. Н. Городковым в Западной Сибири и Б. Н. Городковым и В. Б. Сочава на Полярном Урале. Труды Бот. муз. Акад. наук СССР, вып. XXII, 1930. — 8. Герасимов Д. А. Определитель торфяных (сфагновых) мхов по Варнсторфу, 1923. — 9. Герасимов Д. А. К флоре сфагновых мхов Урала. Изв. Биол. научно-исслед. ин-та при Пермском универ., т. IV, вып. 9, 1926. — 9. Герасимов Д. А. Сфагновые мхи Урала и Западной Сибири. Изв. Пермск. биол. научно-исслед. ин-та, т. VII, вып. 10, 1931. — 10. Доктуровский В. С. Мхи торфообразователи Полесья. Вестн. торф. дела № 3-4, (1916). — 11. Докукин М. В. Болота Северной Карелии и Мурманского края. 1929. — 12. Зедельмейер О. М. Распространение торфяных болот и сфагновых мхов на Кавказе. Торф. дело № 7, 1927. — 13. Зеров Д. Торфові мохи України. Тр. Физ.-мат. видд., т. X, вып. I (1928). — 14. Зеров Дм. Нотатки до моховоі фльори України. Журнал біо-ботанічного циклу ВУАН № 3-4 (1932). — 15. Кац Н. Я. Материалы по экологии мхов и важнейших цветковых растений болот Иваново-Вознесенской губернии. Изв. Научно-иссл. торф. ин-та № 3-4 (1923). — 16. Корчагин А. А. К бриофлоре Вологодской губернии. Журн. Русск. бот. общ., т. XII, № 4 (1927). — 17. Леонтьев А. М. Сфагновые мхи Сысольского района Автономной области Коми. Труды Бот. инст. А. н. СССР. Сер. II, вып. I, 1933. — 18. Поле Р. Р. Материалы для познания растительности северной России. I. К флоре мхов северной России. Тр. имп, бот. сада, XXXIII, вып, I (1915). — 19. Работнов. Т. А. Болота б. Никольского уезда Северо-Двинской губернии. Изв. Росс. лугового ин-та № 4, 5, 6 (1929). — 20. Савич Л. И. *Sphagnum Lindbergii* Schpr. в Новгородской губернии. Бот. матер. Ин-та споров. раст. Гл. бот. сада РСФСР, т. III, вып. 5 (1925). — 21. Савич Л. И. Флора торфяных мхов Камчатки. Изв. Бот. ин-та Акад. наук СССР (1931). — 22. Самсель Н Геоботаническое исследование болот Радовицкого массива в Мещерской низменности. Тр. Общ. исследователей Рязанского края, вып. XXIX (1930). — 23. Смирнова З. Н. Материалы к флоре сфагновых мхов Урала. Изв. Биол. научно-иссл. ин-та при Пермск. гос. универ., т. VI, вып. 2 (1928). — 24. Тюремнов С. Н. Про деякі нові знахідки в українськім Полісеі. Вісник Київського бот. саду, вип. XII-XIII (1931). — 25. Тюрэмнау С. Н. Матаръялы на *Sphagnaceae* БССР. Матаръялы да вывучэньня флёры и фауны Беларусі, т. VII, БАН (1932). — 26. Шенников А. П. и Голубева М. М. Материалы к географии и экологии сфагновых мхов Архангельской губ. Изв. Гл. бот. сада, т. XXVIII, вып. 1-2 (1929). — 27. Anufriev S. J. A short account of the stratigraphy and plant associations of sphagnous bogs in the environs of Leningrad (1930). — 28. Booberg S. Gisseläsmyren (1930). — 29. Melin E. Sphagnologische Studien in Tiveden. Bot. Ark., Bd. 1?, № 9 (1913). — 30. Mikutowicz Jon. Bryotheca Baltica. Bd. 1 — 14 (1908 — 1913). — 31. Oswald H. Die Vegetation des Hochmoores Komosse. Ak. Abhandl. Sv. Växtsoc. Sällsk. Handl. 1 (1923). — 32. Rudolph K., Firbas F. und Sigmond H. Das Koppenplanmoor im Riesengebirge (1928). — 33. Szafran B. Torfowce Polesia. Prage Biura Melioracji Polesia, т. 1, zeszit 3 (1930). — 34. Warnstorf C. Sphagnales — *Sphagnaceae* (Sphagnologia universalis) (1911). — 35. Zickendrath E. Beitrage zur Kenntniss der Moosflora Russlands. 1894. Bull. de la Soc Imp. des Naturalistes de Moscou № 1 (1894).

S. N. TÜREMNOV

Einige Beiträge zu den Sphagnen des europäischen Teiles der USSR

Zusammenfassung

An Hand des Forschungsmaterials des Torfinstituts gibt der Autor einige Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung folgender *Sphagnum*-Arten: *Sph. subtile, Sph. plumulosum, Sph. molle, Sph. Ångstroemii, Sph. Lindbergii, Sph. Jensenii, Sph. pulchrum, Sph. molluscum, Sph. crassicladum.*

Sph. subtile muss, nach der Meinung des Autors, nicht als besondere Art betrachtet werden, wie es Warnstorf tat, sondern der Abart *Sph. acutifolium* Ehrh. var. *subtile,* Russow's Beispiel folgend, zugezählt werden.

Für *Sph. molle* werden Angaben über die Pflanzenassoziation, in welcher es vom Autor gefunden wurde, gemacht.

Für *Sph. plumulosum* führt der Autor einen neuen Fundort in Karelien an, wo es zum ersten Mal angetroffen worden ist.

Für die 3 Abarten *Sph. Lindbergii* — var. *macrophyllum,* var. *mesophyllum,* var. *microphyllum* vermerkt der Autor an Hand von Literaturmaterial und neuen Funden, die Areale ihrer Verbreitung.

Für *Sph. Ångstroemii* führt der Autor eine Reihe neuer Fundorte an, hauptsächlich im Nord-Osten der Union.

Die neuen Fundorte von *Sph. Jensenii* und *Sph. pulchrum* gehören den Arealen an, welche für diese Arten nach den in der Literatur angegebenen Funden bestimmt worden sind.

Für *Sph. molluscum* werden neue Funde angeführt, die weiter östlich von den bereits bekannten Standorten dieser atlantischen Art gemacht wurden.

Zum ersten Mal für den europäischen Teil der Union wird ein Fundort von *Sph. crassicladum* in Karelien, nördlich vom Onega-See, angeführt.

В. П. МАЛЕЕВ

Обзор дубов Кавказа в их систематических и географических отношениях и в связи с эволюцией группы Robur

Окончание

С 3 картами

(Получено 15/V 1934)

IV

Мы переходим теперь к наиболее обильно представленной на Кавказе подсекции *Robur*, которая, несмотря на свое широкое распространение на территории Евразии, имеет на Кавказе ряд характерных представителей с очень небольшими ареалами; из 17 видов кавказских дубов 12 относятся к этой подсекции и из них 9 эндемичны для Кавказа или только немного выходят за пределы его административных границ.

Как известно, подсекция *Robur* в своем распространении приурочена к Европе и Передней Азии. В Европе виды этой подсекции распространены от островов Великобритании на западе и до Уральского хребта на востоке и от 60°—62° с. ш. на Скандинавском полуострове до южных границ континента и по крайней мере некоторых из островов Средиземного моря; несколько видов свойственны Малой и Передней Азии на восток до Турецкой Армении и Курдистана.

Громадные пространства средней и отчасти северной Европы заняты только двумя видами этой подсекции — черешчатым дубом *Q. robur* L. и сидячецветным *Q. sessiliflora* Sal., которые вместе с тем являются единственными представителями рода на большей части территории Европы; в Европейской части Союза широко распространен только *Q. robur* L., так как *Q. sessiliflora* Sal. растет только на небольшом пространстве юго-запада Украины у границ Союза и далее в Крыму и в Предкавказьи. В южной части Западной Европы к этим видам присоединяется третий — *Q. lanuginosa* Lam. (= *Q. pubescens* Willd.), пушистый дуб, и наконец в лесной зоне южной средиземноморской Европы *Q. robur* и *Q. sessiliflora* замещаются близкими к ним и узко-локализированными видами дубов, еще недостаточно изученными и постоянно смешиваемыми как между собой, так и с средне-европейскими видами. Та же картина наблюдается на Кавказе, где *Q. robur* и *Q. sessiliflora* не переходят Кавказский хребет, к югу от которого существуют близкие к ним, но узко-локализированные эндемичные для небольших районов виды. Весьма интересно при этом то, что именно на Кавказе, а отчасти и на Балканском полуострове, можно констатировать наличие видов двух категорий: с одной стороны — видов древних, реликто-

вых, с примитивными признаками организации, а с другой — видов молодых с усложненными, вторичными признаками. В то время как первые близки к исходным формам дубов группы *Robur*, вторые очевидно являются позднейшим этапом процесса видообразования этой группы.

Какие же признаки дают возможность судить об относительном возрасте, примитивности или усложненности организации и соответственно этому положении в системе видов дубов с опадающими листьями, в первую очередь видов подсекции *Robur?* Как и в других случаях, критерием здесь может до некоторой степени быть географизм и экология видов; приуроченность к областям или районам с общим третично-реликтовым характером флоры, значительная требовательность к теплу и влаге, участие в составе древних и наименее измененных с третичного времени ценозов свидетельствует о древности и относительной примитивности вида, тогда как распространение на более новых территориях, с недавно сложившимися ценозами, характерно для более молодых, позднее сформировавшихся видов. Но кроме этих общих критериев у дубов имеется ряд морфологических признаков, которые имеют для этой цели руководящее значение. В то время как для установления крупных подразделений рода, как мы видели выше, наибольшее значение имеют особенности строения тычиночных и особенно пестичных цветов, а также плодов, для различения видов и оценки их степени примитивности большее значение приобретают и вегетативные органы — листья. Как известно, листья дубов вообще и особенно европейских видов подсекции *Robur* весьма изменчивы по форме, величине, консистенции и анатомическому строению, степени опушенности и т. д.; эта изменчивость проявляется даже у разных листьев, особенно на разных побегах, одного дерева, и она обусловлена совокупностью экологических факторов, влияющих на данное дерево и на данный побег, что было экспериментально подтверждено Бреннером (Brenner, 28). Красан (Krasan, 51, 57) указывает, что наряду с непосредственным влиянием внешних условий изменчивость листьев у дубов группы *Robur* является также следствием проявления биогенетического закона и поэтому на побегах сначала развиваются совсем или почти цельные листья, соответствующие листьям их древних предков в частности миоценового *Q. tethrodes* Ung., а затем листья все более усложненные, все более рассеченные, что соответствует филогенетическому развитию этой группы. Эти соображения Красана, на основе которых он пытается восстановить филогенетическую историю группы *Robur*, весьма интересны, но могут быть приняты лишь с большими ограничениями. Громадный материал по изменчивости листьев и других органов видов подсекции *Robur*, главным образом *Q. robur* и *Q. sessiliflora*, сведен у В. Н. Андреева (1). Но несмотря на всю изменчивость листьев видов этой группы, листья в их совокупности у отдельных видов достаточно характерны, различны, и вместе с тем некоторые связанные с листьями признаки являются более константными и соответственно этому наиболее важными в систематическом и филогенетическом отношении. Таково прежде всего жилкование листа, что было впервые подчеркнуто Перейра (C. Pereira, 64) в его обработке португальских дубов [см. также Лоран и Марти (Laurent et Marty) 55, 56 и Стефанов, 75]. Весьма характерно и постоянно направление вторичных жилок и присутствие или отсутствие промежуточных (интеркалярных) жилок, направленных в углубления между лопастями и зубцами: как показывает исследование палеонтологического мате-

риала и современных дубов, у форм более древних и примитивных интеркалярные жилки отсутствуют, и вторичные жилки направлены только в зубцы или лопасти; они обычно прямые или немного дугообразно изогнутые, между собой параллельные. У видов более молодых и вторичных всегда имеются интеркалярные жилки, хотя бы и немного и слабо выраженные вторичные жилки обычно изогнутые или извилистые, между собой не параллельные. Что касается угла отхождения вторичных жилок от главной, то этот признак не постоянный, и величина угла меняется в довольно широких пределах у разных листьев одного дерева. Затем у видов примитивных третичные жилки обычно между собой более или менее параллельны и образуют сеть с крупными ячеями, имеющими форму параллелограмма или прямоугольника; у видов позднейших третичные жилки, более густые и сильно извилистые, образуют сеть с мелкими неправильными ячеями. Как показывают все сравнительно-морфологические и палеонтологические данные, исходной формой дубового листа является лист цельный и цельнокрайний и притом вечнозеленый, и процесс эволюции дубов, в частности групп, распространенных в умеренном поясе, в основном идет к выработке листьев усложненного шизофильного типа, то есть листьев сначала крупно-зубчатых, а потом все более глубоко-лопастных, которые столь характерны для дубов с опадающими листьями Старого и Нового Света; именно у этих видов проявляется наиболее резко изменчивость формы и строения листа в пределах вида и даже одной особи. При этом более примитивным видам дубов с опадающими листьями свойственны листья или только весьма неглубоко лопастные или даже крупно-зубчатые, с зубцами и лопастями весьма правильной формы, причем число зубцов или лопастей большое, соответственно чему имеется много пар боковых жилок, которые относительно часто расположены и между собою сближены.

Наоборот, листья у видов более молодых являются более глубоколопастными, лопасти их длинные, обычно более или менее неправильной формы, часто изогнутые, разделенные глубокими выемками; число лопастей значительно меньше, и соответственно этому вторичные жилки, идущие в лопасти, далеко отстоят друг от друга, что частично восполняется наличием интеркалярных вторичных жилок. Эти изменения в жилковании и усиление шизофилии достаточно ясно увязываются с изменением климатических условий в течение процесса эволюции и расселения дубов, как это было показано Кразаном (52) и Бреннером (29).

Отметим наконец еще один признак, который в отдельных случаях может быть использован для нашей цели, а именно форму чешуй плюски, которые, соответственно происхождению плюски и ее чешуй, у видов примитивных должны иметь более листообразную форму, чем у видов вторичных.

Вернемся теперь к кавказским дубам подсекции *Robur* и начнем рассмотрение их с группы черешчатых дубов *Pedunculatae*, где наиболее примитивным видом является *Q. Hartwissiana* Stev. Характерные для этого вида и вместе с тем примитивные признаки следующие: крупные до 0,6—0,7 *см* длины почти округлые верхушечные почки окружены долго неопадающими линейными прилистниками; листья на длинных 1,5—2 и до 4 *см* длины желтовато-бурых черешках, 8—12 и до 15—20 *см* длины и 4—7 иногда 9—12 *см* ширины, обратно-овальные, с основанием от едва выемчатого до слабоклиновидного, с короткой тупой конечной лопастью, по краю коротколопастные, почти крупно-зубчатые, с 9—12 парами очень правильной

формы полуовальных или тупоугольных, на конце тупых или островатых зубцов, углубления между которыми равны $^1/_6$—$^1/_{10}$ ширины пластинки; листья бумажистой или тонко-кожистой консистенции, снизу (в особенности выдающиеся жилки) буровато-зеленые, покрытые мелким серым опушением или почти голые и с остающимися только по жилкам и в углах между ними более длинными рыжеватыми волосками. Боковые жилки в числе 9—12 пар, соответственно длине листа частые, прямые или несколько дугообразно изогнутые, между собой параллельные, интеркалярные жилки отсутствуют; третичные жилки образуют сеть с широкими правильными ячеями. Плодоножки длинные 4—6 и до 10 *см* длины с 1—4 желудями. Плюски с сравнительно крупными, почти плоскими и только в верхней части плюски немного вздутыми темносерыми чешуями, широко-овальными и с коротким отстоящим кончиком.

Q. Hartwissiana распространен в западном Закавказьи от южной границы Союза до района Сочи-Туапсе, встречаясь в отдельных местонахождениях и до Джубги; точно северная граница его ареала не установлена. На востоке ареал его ограничен горами, по склонам которых он доходит до 1000—1200 *м* над уровнем моря. В западной Грузии он по низменности идет на восток до Месхийского хребта и Сурамского перевала. Главный хребет он переходит только в одном месте, где он встречается за хребтом по верхнему течению р. Белой и ее притоков, спускаясь вниз, по свидетельству Синской (21), до защищенных балок и ущелий в районе Майкопа и Шантука. В общем ареал этого вида соответствует очертанию Понтийской провинции (S. P.) Кавказа Н. И. Кузнецова или, иначе говоря, области распространения третично-реликтовой лесной флоры Колхиды. Что касается распространения его на территории его ареала, то он является здесь более редким, чем образующий здесь обширные лесные массивы *Q. iberica* Stev., и не образует сколько-нибудь крупных насаждений; он более влаголюбив, чем *Q. iberica*, и приурочен к наиболее влажным микрорайонам западного Закавказья, встречаясь в более влажных лесах низменностей и предгорий.

Q. Hartwissiana Stev. у прежних авторов обычно приводится под названием *Q. armeniaca* Kotschy, и таким образом эти два близких между собой, но несомненно различных вида постоянно смешивались. *Q. armeniaca* Kotschy был описан с северного склона Понтийских гор из района Ризе; он растет по Понтийскому хребту, повидимому главным образом по его северному склону и по прилегающим районам турецкой Армении. Недостаток материала не дает возможности точно обрисовать ареал этого вида и отграничить его точно от ареала *Q. Hartwissiana*.

Последний несомненно свойствен южному Аджаристану и идет дальше на запад по приморской части Анатолии. *Q. armeniaca* растет в условиях более засушливого климата и соответственно этому обладает ясными чертами ксероморфизма; листья его несколько мельче чем у *Q. Hartwissiana*, до 10 *см* длины, более плотной, почти кожистой консистенции, с короткими более широкими и тупо-закругленными лопастями; пластинка листа сверху и особенно снизу ясно выраженной буроватой окраски; характерно наличие у этого вида очень слабых и немногих, но все же ясно видных интеркалярных жилок, иногда не доходящих до края пластинки листа. Чешуи плюски совершенно такие же как у *Q. Hartwissiana*; желудей на плодоножке обычно по нескольку и они более мелкие чем у *Q. Hartwissiana*.

В 1928 г. Тюриллем (Turill) был описан еще один близкий викарирующий вид этой серии — *Q. stranjensis* Turill, растущий в бол-

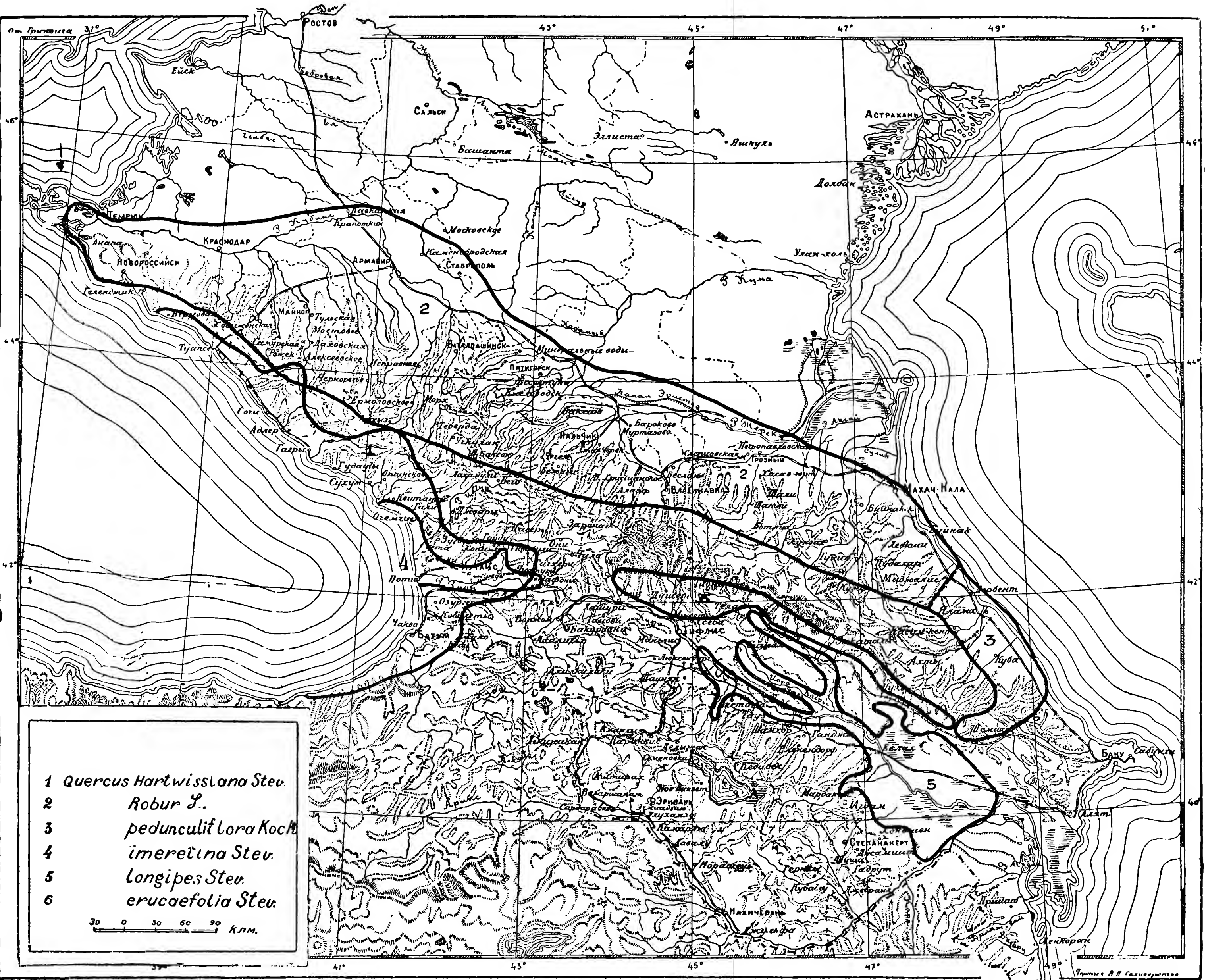
гарской Страндже; диагноз и фотоснимок ветки этого вида опубликованы в работе Стефанова (75). Как на основании диагноза, так и изучения гербарного экземпляра этого вида, любезно присланного автору настоящей статьи из Kew Gardens (ad fl. Veleka prope pagum Stoilovo leg. Stojanoff teste B. Stefanoff, 23/VIII-31!), можно констатировать весьма большую близость этого вида с закавказским *Q. Hartwissiana*. Крупные до 12—15 *см* длины и 8,5 *см* ширины тонкие листья с овальными лопастями, разделенными весьма неглубокими выемками, прохождение вторичных и третичных жилок, тождественное с *Q. Hartwissiana*, отсутствие интеркалярных жилок — все эти признаки делают этот вид весьма сходным с *Q. Hartwissiana*, но в отличие от последнего листья *Q. stranjensis* снизу совершенно не имеют буроватого оттенка и имеют в углах между жилками серые, но не рыжеватые волоски; оба вида хорошо различаются также и по плюске: чешуи плюски у *Q. stranjensis* более узко-овальные, сильно выпуклые, очень густо серо-опушенные.

Распространение этого вида ограничено Странджей и находится таким образом в области третично-реликтовой лесной флоры Болгарии, имеющей много общего с лесами западного Закавказья.

Тюрилль, описывая этот вид, высказывает предположение о его гибридной природе от скрещивания *Q. sessiliflora* × *Q. Robur* (или викарирующего последнему на Балканском полуострове вида); к этому же впоследствии повидимому склонялся и Стоянов (78). Неосновательность этого предположения была ясно показана Стефановым (75), который совершенно правильно характеризовал этот дуб и его положение в системе как примитивного и реликтового вида, близкого к *Q. Hartwissiana* и *Q. armeniaca*. Примитивные черты строения этих дубов, большое сходство их с ископаемыми плиоценовыми примитивными видами подсекции *Robur*, приуроченность их к областям третично-реликтовой лесной флоры Закавказья и Балканского полуострова, все это дает полное основание рассматривать их в качестве реликтовых видов, наименее отошедших от исходных третичных представителей этой группы. Из этих трех видов наиболее сохранил примитивные черты *Q. Hartwissiana*; *Q. armeniaca*, обитающий в условиях более засушливого климата, имеет уже усложненные признаки некоторого ксероморфизма и у него имеются слабо выраженные интеркалярные жилки; наконец *Q. stranjensis* сохранил примитивное строение вегетативных органов, но имеет усложненное строение плюски и ее чешуй. Все эти три вида могут быть объединены в один ряд *Hartwissianae*, характеризуемый указанными выше признаками.

Ряд этот обнимает виды наиболее примитивные в группе *Pedunculatae* и наиболее близкие к третичным видам черешчатых дубов подсекции *Robur*. Этому ряду могут быть противопоставлены остальные черешчатые виды этой подсекции, обладающие усложненными признаками организации и объединяемые нами в два ряда. Один из них, *Euroburae* mihi, может быть придется при монографическом изучении южно-европейских и передне-азиатских видов подвергнуть дальнейшему расчленению.

Обычным и характерным видом этого ряда является обыкновенный черешчатый дуб *Q. robur* L. (= *Q. pedunculata* Ehrh.), широко распространенный по всей Европе на восток до Урала и на север до 61—63° с. ш. На юге СССР настоящий *Q. robur* растет в Крыму и в Предкавказьи, как на северном склоне хребта, так и в прилегающей к нему лесостепной и отчасти степной зоне (см. карту 2). Ю. Н. Воронов считает (4), что предкавказский *Q. robur* не вполне идентичен с типичным


1 Quercus Hartwissiana Stev.
2 Robur L.
3 pedunculiflora Koch
4 imeretina Stev.
5 longipes Stev.
6 erucaefolia Stev.
30 0 30 60 90 клм.
Ростов
Астрахань
Сальск
Элиста
Краснодар
Новороссийск
Анапа
Темрюк
Армавир
Ставрополь
Майкоп
Туапсе
Сочи
Адлер
Гагры
Сухум
Поти
Батум
Баталпашинск
Пятигорск
Минеральные воды
Нальчик
Владикавказ
Грозный
Махач-Кала
Буйнак
Дербент
Тифлис
Баку
Эривань
Степанакерт
Нахичевань
Ленкорань

западно-европейским. Однако при свойственном черешчатому дубу на всем протяжении ареала полиморфизме отделять предкавказский дуб, не имеющий каких-либо определенных и константных отличий, от европейского невозможно. Но в юго-восточной части своего предкавказского ареала черешчатый дуб заменяется очень близкой к нему, но все же ясно и константно отличающейся расой, описанной Кохом (49), как *Q. pedunculiflora* Koch. Граница, отделяющая ареал этого дуба от ареала *Q. robur*, пока не вполне точно установлена и условно она может быть проведена через Дагестан (см. карту 2), и отсюда *Q. pedunculiflora* распространен по берегу Каспийского моря вдоль хребта, огибает его и заходит в пределы Закавказья около Шемахи. Основные отличия этого вида от *Q. robur* следующие: ясно выраженная сизоватость нижней поверхности листьев, имеющих очень короткие черешки до 0,5 *см* длины, с крупными ушками, скрывающими черешок; листья снизу мелко опушенные, реже почти голые; лопастей немного— 3—5 пар, они сильно неравные, углубления между ними равны $^1/_5$—$^1/_4$ ширины пластинки, иногда больше; плюска с характерными темно-бурыми чешуями, коротко и редко опушенными или почти голыми, совершенно плоскими, широко-треугольными и заканчивающимися коротким, отстоящим буроватым кончиком.

Q. pedunculiflora был описан Кохом из б. Нухинского уезда, и таким образом типичная форма этого вида растет именно на Кавказе. Этот вид приводится для Балканского полуострова, где по Гайеку (Hayek, 42) он растет во Фракии, Фессалии и на Ионических островах, а его subsp. *rhodopea* (Vel.) K. Maly распространен в Сербии, Болгарии, Фракии и Македонии. Однако *Q. rhodopea* Vel. по Стоянову (78)— вообще весьма редко встречающаяся форма, вероятно гибридного происхождения.

По Тюриллю (см. Стефанов, 75) *Q. pedunculiflora* широко распространен на всем полуострове от острова Корфу до Болгарии и Фракии. По Стефанову (75) *Q. pedunculiflora* широко встречается по всей Болгарии, где он является характерным деревом низменностей. Стефанов в качестве синонима этого вида приводит *Q. Haas* Kotschy v. *atrichoclados* Borb. et Bornm. (см. Bornmüller, 26), что едва ли правильно. Вопрос об идентичности балканского дуба, принимаемого за *Q. pedunculiflora* Koch и одноименного закавказского, является весьма спорным. Кох, описывая свой вид для Закавказья, приводит в качестве его синонима *Q. Brutia* Griseb. (Spic. fl. Rumeliae et Bithyniae, II, 338, non Tenore), описанный для Балканского полуострова, и вместе с тем выделяет для Босфора и Бруссы особую форму β *virescens*. Мне не пришлось видеть аутентичных экземпляров всех этих форм, но виденные мною гербарные образцы черешчатого дуба с Балканского полуострова, определенные как *Q. pedunculata* Ehrh., но происходящие из района распространения вида, обычно относимого к *Q. pedunculiflora*, имеют некоторые отличия от закавказского *Q. pedunculiflora* Koch, главным образом в форме чешуек плюски, ее большем опушении, а также и в листьях.

Как это, так и теоретические соображения, заставляющие признать сравнительно позднее образование *Q. pedunculiflora* на Кавказе, откуда он не мог расселиться до Балканского полуострова, заставляют считать *Q. pedunculiflora* Koch расой эндемичной для восточного Закавказья и Дагестана, а дуб, распространенный на Балканском полуострове, неправильно обозначаемый тем же названием, расой весьма к нему близкой, но все же отличной от него.

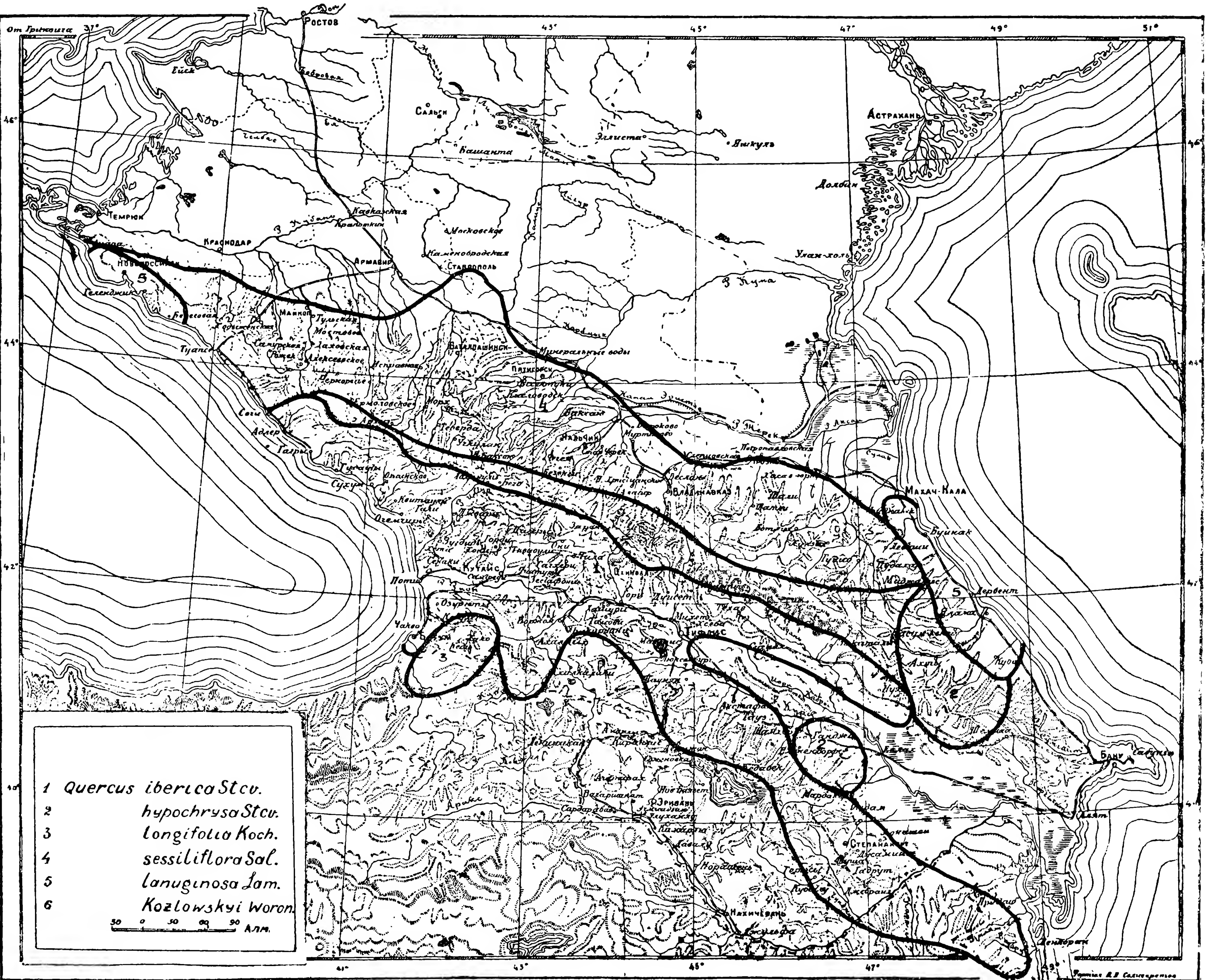
Следующий представитель этого ряда на Кавказе — это имеретинский дуб — *Q. imeretina* Stev., растущий в западном Закавказьи на

Колхидской низменности и распространенный на север до р. Кодора. Этот вид был намечен Стевеном к описанию под указанным выше названием на гербарной этикетке, но диагноз его не был опубликован [1]. Для этого дуба характерны почти сидячие листья с очень крупными ушками, совершенно скрывающими черешок листа, снизу голые, сверху тусклозеленые, с длинной и узкой пластинкой 5—14 *см* длины и 2,5—5 *см* ширины, очень неправильной формы, с длинной прямой или изогнутой узкой конечной лопастью, с каждой стороны с 4—6 неодинаковыми, чаще изогнутыми лопастями, углубления между которыми равны $^1/_3$ и больше ширины пластинки; вторичные жилки сильно извилистые, совершенно не параллельные, интеркалярные жилки хорошо выражены. Плодоножка очень длинная, до 10 *см* длины, тонкая, при плодах свисающая, с несколькими жолудями. Плюска низкая, блюдцевидная; чешуи ее мелкие, прижатые, серо-опушенные, почти плоские и только в нижней части плюски немного вздутые, ланцетные и вытянутые в бурый прижатый носик. Остальные черешчатые дубы Кавказа и указанные ниже близкие к ним виды Передней Азии объединяются нами в ряд *Haas* mihi.

Один из этих видов, эруколистный дуб — *Q. erucaefolia* Stev., стоит несколько особняком среди видов этого ряда, и быть может впоследствии при монографическом изучении его придется выделить в особый монотипный ряд. Он распространен по южным предгорьям Главного хребта от Юго-Осетии (Цхинвал-Гори) и до Шемахи в Азербайджане узкой полосой от 150 до 750 *м* над уровнем моря. Листья этого дуба на черешках 0,5—1 *см* длины, снизу покрыты густым тонким серым опушением и сходящими более длинными волосками, с едва сердцевидным или срезанным основанием, с короткой узкой конечной лопастью и с каждой стороны с 6—8 длинными и узкими лопастями, по краю курчавыми и обычно с несколько крупными зубцами; углубления между ними равны $^1/_3$ и больше ширины пластинки; вторичные жилки сильно изогнутые и извилистые, с каждой стороны есть несколько интеркалярных жилок; плодоножка 2,5—3 *см* длины; плюска чашевидная с плоскими округло-треугольными чешуйками, заканчивающаяся небольшим отстоящим кончиком. Характерные листья этого дуба дают возможность хорошо отличить его от других черешчатых дубов Кавказа.

Другой вид — последний черешчатый дуб Кавказа — длинноножковый дуб *Q. longipes* Stev. Этот тоже эндемичный для Кавказа вид приурочен к низменности реки Куры и ее притоков Алазани и Иоры и является характерным деревом пойм этих рек, не поднимающимся на окружающие возвышенности. Этот дуб обладает ясно выраженным ксероморфизмом; для него характерны густо опушенные молодые побеги; листья на сравнительно длинных 0,5—1,5 *см* длины черешках, плотные, почти кожистые, снизу с очень густым тонким серым опушением, иногда сходящим; основание листьев клиновидное или иногда слабо сердцевидное с едва выраженными ушками; конечная лопасть короткая, широкая и тупая, боковые лопасти с каждой стороны по 3-4, короткие, широкие и тупые, неодинаковые по величине и форме; углубления между ними равны $^1/_4$ ширины пластинки; вторичные жилки сильно изогнуты и далеко отстоят друг от друга; интеркалярные жилки хорошо выражены. Плодоножка толстая 3—7 *см* длины. Плюска крупная, толстая, глубоко чашевидная с крупными довольно сильно вздутыми, особенно в верхней части плюски, густо опушенными чешуями с коротким тупым буроватым кончиком. Чрезвычайно характерно для этого вида то, что чешуи плюски расположены ясно выраженными

[1] Латинский диагноз этого вида будет дан в V томе „Флоры СССР“ *В. М.*



1 Quercus iberica Stev.
2 hypochrysa Stev.
3 longifolia Koch.
4 sessiliflora Sal.
5 lanuginosa Lam.
6 Kozlowskyi Woron.
30 0 30 60 90 Клм.
Ростов
Ейск
Сальск
Элиста
Яшкуль
Астрахань
Долбан
Кашканта
Темрюк
Краснодар
Кавказская
Армавир
Московское
Ставрополь
Улан-холь
Новороссийск
Геленджик
Туапсе
Майкоп
Минеральные воды
Пятигорск
Кисловодск
Сочи
Адлер
Гагры
Сухум
Нальчик
Владикавказ
Махач-Кала
Буйнак
Дербент
Кутаис
Поти
Чаква
Гори
Тифлис
Ганджа
Баку
Нахичевань
Эривань
Ленкорань

окружающими плюску рядами, и таким образом плюска как бы опоясана концентрическими кольцами.

По совокупности признаков *Q. longipes* весьма близок с мало-азиатским *Q. Haas* Kotschy (50) и курдистанским *Q. kurdica* Wenzig (84), который указывается Гроссгеймом (6) для б. Тифлисской и Ганджинской губ., что несомненно ошибочно и основано на смешении с *Q. longipes*.

Оба эти вида сходны с нашим *Q. longipes* как по форме и строению листьев, их опушению и характеру жилкования, так и по плюске, столь же крупной, глубоко чашевидной и толстой, как у *Q. longipes*. Но от нашего дуба оба эти вида хорошо отличаются строением чешуй плюски, которые у них, и в особенности у *Q. kurdica*, почти совершенно плоские, почти голые, светло-бурые, сравнительно крупные и с ясно отстоящим кончиком; вместе с тем для обоих этих видов характерно весьма правильное — параллельными рядами — расположение чешуй плюски; как и *Q. longipes*, оба эти вида обладают ясно выраженным ксероморфизмом, выраженным в опушении побегов и листьев снизу, в плотной консистенции листьев и пр. Таким образом эта группа видов — *Q. longipes*, *Q. Haas* и *Q. kurdica*, к которой, кроме того, повидимому надо присоединить и *Q. erucaefolia*, представляет собой южную передне-азиатско-закавказскую ветвь черешчатых дубов подсекции *Robur*, приуроченную к странам с засушливым климатом и соответственно этому обладающую ясно выраженным ксероморфизмом.

На этом мы заканчиваем рассмотрение представителей группы *Pedunculatae* и переходим к группе *Sessiliflorae*.

В этой группе тоже выделяется обладающий примитивными признаками и соответствующий ряду *Hartwissianae* ряд *Ibericae* mihi, который в целом почти эндемичен для Кавказа. Характерный вид этого ряда — грузинский дуб, *Q. iberica* Stev., широко распространенный по всему лесному Закавказью, образующий здесь обширные леса и переваливающий через хребет только в верховьях р. Белой и р. Б. Лабы. Северо-западная граница сплошного распространения этого дуба проходит где-то недалеко к северу от Сочи, и здесь этот вид сменяется обыкновенным сидячецветным дубом — *Q. sessiliflora* Sal. Но единично *Q. iberica* заходит дальше на север, и гербарные экземпляры его имеются даже из окрестностей Новороссийска. В северной части побережья *Q. iberica* повидимому свойствен влажным ущельям и балкам, где он и растет отдельными деревьями, тогда как на возвышенностях и склонах растет *Q. sessiliflora*, образующий здесь обширные насаждения. На юго-востоке, в Азербайджане и Нагорном Карабахе, *Q. iberica* сменяется очень близким к нему *Q. hypochrysa* Stev., но граница, разделяющая эти два вида, не вполне выяснена и на прилагаемой карте (см. карту 3) проведена только приблизительно. *Q. iberica* характеризуется обратно-овальными неглубоко-лопастными листьями 7—14 *см* длины, на черешках 1—3 *см* длины, довольно плотными и почти кожистыми, с 8—11 парами лопастей, углубления между которыми равны $^1/_5$—$^1/_{10}$ ширины пластинки, снизу мелко-опушенными и иногда почти голыми, с сильно выдающимися буроватыми жилками; вторичные жилки между собою параллельные, интекалярных жилок нет; прилистники у верхушечной почки долго неопадающие; плюска с узко-овальными или треугольно-ланцетными густо серо-опушенными чешуями с коротким прижатым бурым кончиком, в нижней и средней части плюски обычно сильно выпуклыми, в верхней части почти плоскими. *Q. iberica* обладает довольно значительной изменчивостью как по форме, величине, степени опушенности листьев, так и по располо-

жению желудей, то вполне сидячих, то находящихся на плодоножке, достигающей длины черешка и даже больше. Так, Ярошенко (24) описывает из Сев. Армении экземпляры *Q. iberica*, у которых часть желудей почти сидячие, а некоторые жолуди на том же дереве имеют плодоножку в 3-4 раза длиннее черешка листа. Более выдержан этот признак у *Q. iberica* в Абхазии, где большинство деревьев имеют жолуди, скученные по нескольку на плодоножке, равной черешку листа; эту форму Ю. Н. Воронов на гербарных этикетках выделяет в особый вид *Q. sorocarpa*, но это вряд ли может быть принято, так как здесь же имеются деревья и с сидячими одиночными жолудями, растущие в одинаковых условиях с первыми. *Q. iberica*, наиболее распространенный на Кавказе вид дуба, эндемичен для Закавказья. На юго-востоке Закавказья он сменяется очень близким к нему *Q. hypochrysa* Stev., распространение которого пока не вполне точно установлено. Этот вид, описанный Стевеном из окр. Ганджи, отличается от *Q. iberica* более длинными и обычно более узкими листьями 10—18 *см* длины и 6—8 *см* ширины, с меньшим числом (5—7) лопастей и соответственно этому с более раздвинутыми вторичными жилками; нижняя поверхность листьев характерной золотисто-желтоватой окраски с остающимся в углах между жилками опушением из длинных звездчатых волосков; пестичные цветы и плоды всегда скученные, по 3—4 на плодоножках около 2 *см* длины, почти равных черешку листа.

Последний вид этого ряда—это длиннолистный дуб *Q. longifolia* Koch, распространенный в Аджаристане к югу от Аджаро-Имеретинского хребта по течению р. Чороха и его притоков и на юге выходящий за пределы Кавказа. Это — кустарник или небольшое дерево с ксероморфными чертами строения, чем он отличается от предыдущих мезофильных видов этой серии. Он имеет небольшие и узкие, до 6—9 *см* длины и 3—4 *см* ширины, кожистые, совершенно голые, удлиненно-обратно-овальные листья, с курчавым краем и с 3—7 парами узких коротких лопастей, углубления между которыми равны $^{1}/_{6}$—$^{1}/_{8}$ ширины пластинки; вторичные жилки сильно изогнутые к основанию листа; пестичные цветы и плоды по 2—4 на плодоножках 0,5—1 *см* длины; плюска иногда почти шаровидная и охватывающая жолудь, слабо опушенная, характерной темнобурой окраски, с резко выделяющимися на темном фоне отстоящими буро-оранжевыми кончиками ланцетных или овальных чешуй. Вид этот хорошо отличается от *Q. iberica*, но иногда смешивается с *Q. dschorochensis*, от которого в действительности он тоже хорошо отличается.

Остальные виды группы *Sessiliflorae* условно объединяются нами в ряд *Eusessiles* mihi, который может быть при монографическом изучении подсекции *Robur* придется диференцировать на два ряда. Из этого ряда на Кавказе растут три вида, из которых два обладают широким ареалом. В Предкавказьи широко распространен обычный сидячецветный дуб *Q. sessiliflora* Sal., который растет от Черноморского побережья на западе до Дагестана на востоке, где в низменной, приморской части он сменяется пушистым дубом *Q. lanuginosa* Lam. В западном Закавказьи *Q. sessiliflora* доходит до района Туапсе—Сочи, так что граница его ареала здесь почти совпадает с северной границей Понтийской провинции Н. И. Кузнецова. На Кавказе *Q. sessiliflora* часто имеет глубоко рассеченные листья, и эта форма описана Медведевым как f. *pinnatifida* Medw. Но этот признак не является достаточно константным и выдержанным, и эта форма не может быть возведена в ранг вида.

Следующий вид — это пушистый дуб *Q. lanuginosa* Lam. (*Q. pubescens* Willd.), вид, широко распространенный в южной Европе и в горной части Крыма, где он образует заросли на северном и южном склоне Крымских гор в нижней зоне, ниже пояса *Q. sessiliflora*. На Кавказе пушистый дуб встречается в двух обособленных районах; в обоих — в нижней приморской зоне до 400—500 *м* над уровнем моря; он растет в северной части Черноморского побережья в Крымско-Новороссийской провинции от Анапы примерно до Джубги и затем в Дагестане на побережьи Каспийского моря от Махач-Калы и до Кубы в Азербайджане. Стевеном из Крыма и Дагестана был описан (76) особый вид, весьма близкий к пушистому дубу, *Q. crispata* Stev., который имеет характерные узкие и длинные лопасти листа, на конце заостренные и по краю курчавые. *Q. crispata* Stev. довольно часто встречается в Крыму, в Дагестане и более редок на Черноморском побережьи Кавказа; встречается он вместе с типичным *Q. lanuginosa* и связан с последним переходами; иногда на деревьях типичного *Q. lanuginosa* встречаются побеги, главным образом порослевые, типа *Q. crispata*. Таким образом *Q. crispata* не является особым видом, а только модификацией вообще довольно полиморфного *Q. lanuginosa*. Форма эта известна и в Западно-Европейской части ареала *Q. lanuginosa* и там обычно обозначается как f. *crispata* Beck.

Наконец к этому ряду принадлежит еще один редкий и мало изученный дуб, выделенный Ю. Н. Вороновым на этикетках как *Q. Kozlowskii*, но за смертью Ю. Н. Воронова оставшийся неописанным; в литературе он приводится только во „Флоре Кавказа" А. А. Гроссгейма. Дуб этот известен только по весьма ограниченному материалу, собранному В. Л. Козловским около Тифлиса в урочище Белый Ключ. У него очень плотные кожистые, крупные, до 18 *см* длины и 10 *см* ширины, листья, сверху блестящие темнозеленые, голые, снизу очень мелко и густо опушенные с резко выступающей сетью жилок, с 4—6 парами крупных сильно неровных прямых или изогнутых лопастей, на конце островатых, углубления между которыми доходят до $^1/_4$—$^1/_5$ ширины пластинки; вторичные жилки сильно изогнутые, интеркалярные всегда ясно выраженные; жолуди на плодоножке до 3,5 *см* длины, по нескольку штук; плюска полушаровидная с мелкими ланцетными серо-опушенными чешуями, с голым бурым кончиком. Дуб повидимому близкий к *Q. lanuginosa*, у которого иногда в сильно засушливых местообитаниях бывают листья, сходные с *Q. Kozlowskii*. Во всяком случае этот вид нуждается в дальнейшем изучении на основании более обширного материала.

В следующей таблице дана сводка распространения дубов на Кавказе соответственно делению его на ботанико-географические провинции Н. И. Кузнецова (15). (Стр. 302).

V

Нам еще остается остановиться на вопросе об эволюции подсекции *Robur* и, в частности, ее кавказских видов. Прежде всего необходимо отметить, что имеющийся палеонтологический материал недостаточен для того, чтобы с удовлетворительной полнотой восстановить даже сравнительно поздние этапы эволюции этой подсекции, начиная хотя бы с конца плиоцена; основные и наиболее существенные моменты этого процесса — трансформация третичных видов этой подсекции в современные нам виды, достаточно точная датировка и локализация этого основного этапа эволюции совершенно не освещаются имеющимся палеонтологическим материалом, и в этом

Таблица распространения дубов на Кавказе

	StA	StC	SK	ST	ST-N	SP	SA-O	SJb	SS-K	SD-K	SL	St-Tr	XA	XD	AW	AM	AO	AA	AS-K
Q. castaneaefolia	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Q. macranthera	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	+	+	—	—	—	—	—
Q. pontica	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Q. araxina	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Q. dschorochensis	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Q. Hartwissiana	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Q. robur	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Q. pedunculiflora	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Q. imeretina	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Q. erucaefolia	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Q. longipes	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Q. iberica	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
Q. hypochrysa	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Q. longifolia	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Q. sessiliflora	—	—	+	+	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Q. lanuginosa	—	—	+	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Q. Kozlowskii	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

отношении приходится только строить более или менее вероятные гипотезы главным образом на основе совокупности косвенных — геологических, географических и систематических — данных. С другой стороны, весьма существенным препятствием для восстановления процесса эволюции дубов, как впрочем и других групп растений, является недостаточно достоверная и критически обоснованная обработка ископаемых остатков, в большинстве случаев и особенно у старых авторов страдающая чрезмерным видотворчеством в области ископаемых форм и не основанная на критическом изучении систематики современных нам представителей данной группы, без чего невозможна правильная систематизация ископаемых остатков и увязка их с современными формами, особенно в крупных и полиморфных родах. Поэтому и накопившийся к настоящему времени палеонтологический материал по роду *Quercus* и в частности по подсекции *Robur* нуждается в строго критическом пересмотре, без чего он в значительной степени обесценен для более точных филогенетических построений. В виду всего этого и здесь может быть дано только весьма общее изложение основных этапов эволюции подсекции *Robur*.

Повидимому можно считать установленным, что первые этапы эволюции той древней группы дубов, из которой развились современные нам виды подсекции *Robur*, проходили в арктических странах; таким образом эти дубы относятся к северной ветви рода *Quercus*, производными которой является не только европейско-передне-азиатская подсекция *Robur*, но и аналогичные ей группы северо-американских дубов и весьма близкая к ней восточно-азиатская группа *Diversipilosae*, представитель которой *Q. mongolica* Fisch. чрезвычайно сходен с некоторыми видами подсекции *Robur* особенно с *Q. iberica* Stev., но вместе с тем имеет некоторые особенности — например строение коры — сближающие его с северо-американскими представителями *Eulepidobalanus*. В открытых и описанных Геером (O. Heer, 43) третичных арктических флорах имеется ряд форм, которые несомненно близки к примитивным видам подсекции *Robur* и восточно-азиатскому *Q. mongolica*. Особенно много дубов этого типа в олигоценовой флоре Аляски. Наиболее характерны из них *Q. Furnhelmii* Heer и *Q. pseudocastanea* Heer; к этому же типу может быть отнесен и более отличающийся *Q. groenlandica* Heer из Гренландии и некоторые другие. Концентрация наибольшего разнообразия этих форм на северо-востоке Азии вместе с современным нам распространением основного мезофильного комплекса форм секции *Eulepidobalanus* дает основание предполагать, что первые этапы эволюции того древнего комплекса, из которого развились современные нам подсекции *Robur*, *Diversipilosae* и соответствующие северо-американские подсекции, проходили в северо-восточной части Ангарского континента; отсюда произошло последующее расселение производных этого комплекса в юго-западном направлении в Евразию и на восток в Сев. Америку, приведшее к обособлению и локализации отдельных филогенетически близких между собою, но хорошо различающихся групп *Eulepidobalanus*. Этой северной, аркто-третичной ветви секции *Eulepidobalanus* может быть противопоставлена другая более южная ветвь этой секции, расселение и эволюция которой происходили в области древнего Средиземья и которая дала современные нам подсекции *Ilex* и *Galliferae*.

Как известно, относящаяся к аркто-третичному типу „тургайская флора“ А. Н. Криштофовича, а в том числе и предки дубов подсекции *Robur* в миоцене широко распространилась по всей Европе,

войдя на юге в соприкосновение с отступавшей почти тропической „полтавской“ флорой и замещая ее по мере ее отступания к югу. Составлявшие тургайскую флору древесные породы мезофильного типа и с опадающими листьями составили то ядро, из которого в процессе последующей эволюции, неразрывной от климатических и орографических пертурбаций, особенно интенсивно происходивших в ледниковое время, произошла современная нам флора лесных областей Евразии.

Что касается в частности эволюции подсекции *Robur,* то по этому вопросу в литературе имеются разные точки зрения, на которых мы и должны прежде всего остановиться.

Одна из наиболее обстоятельных работ по этому вопросу — это работа Кразана (52), который, стоя на вполне ламаркистской точке зрения, всю эволюцию этой группы объясняет непосредственным влиянием внешних условий, а этапы этой эволюции пытается восстановить на основе „биогенетического закона“ изучением последовательности изменения формы листьев на побегах и сравнением этих форм с листьями ископаемых дубов. В качестве исходной формы, от которой развились не только европейские виды подсекции *Robur*, но и соответствующие им формы Сев. Америки, Кразан принимает миоценовый *Q. tephrodes* Unger., найденный и описанный Унгером в миоценовых отложениях Кроации. Этот ископаемый дуб с характерными широкоовальными волнистыми по краю и повидимому вечнозелеными листьями был в миоцене довольно широко распространен по Европе и известен из ряда местонахождений. По Кразану из *Q. tephrodes*, с одной стороны, развился *Q. robur*, который производится от первого непосредственно и без каких-либо промежуточных стадий; при этом Кразан особенно подчеркивает наличие у *Q. robur* своеобразного и неповторяющегося у других дубов подсекции *Robur* новообразования — ушков в основании листа.

С другой стороны, от *Q. tephrodes* произошли и два других „основных“ вида подсекции *Robur* — *Q. sessiliflora* и *Q. lanuginosa*, причем в их эволюции Кразан принимает следующую последовательность: *Q. tephrodes*, затем виды подсекции *Galliferae* — *Q. lusitanica*, *Q. infectoria* и *Q. Mirbeckii,* относимый Кразаном к этой же подсекции, затем *Q. sessiliflora* и наконец *Q. lanuginosa,* как последний член этого ряда. Такова гипотеза Кразана, имеющая в настоящее время только исторический интерес; в ней весьма сомнительно и значение *Q. tephrodes* как исходной формы для видов подсекции *Robur* и столь раннее, чуть ли не с миоцена разделение групп *Pedunculatae* и *Sessiliflorae* и наконец этапы развития последних, неверные с точки зрения действительных систематических отношений. Примененный Кразаном метод и в том числе сама возможность использования палеонтологического материала для филогенетических построений вызвали критику со стороны Бреннера (29), который дал собственную схему эволюции дубов на основе изучения морфологических изменений листа под влиянием экологических условий; на этой схеме, как весьма общей и фактически мало разработанной, мы здесь останавливаться не будем. В более поздней работе Кразана совместно с Эттингаузеном (Ettinghausen, 38) в приведенную выше гипотезу Кразана вносятся некоторые изменения, причем в качестве формы, предшествующей *Q. robur*, принимается мало-азийский *Q. Haas* Kotschy. По Моссу (Moss, 58) наиболее примитивным и древним из ныне живущих видов подсекции *Robur* является *Q. lanuginosa,* который по мнению этого автора образовался в доледниковое время; от него произошел *Q. sessiliflora* и

от последнего *Q. robur*. В 1924 г. была опубликована большая работа Гамса (Gams, 40); в ней доказывается гибридное происхождение *Q. sessiliflora*, который по мнению автора является гибридом *Q. robur*×*lanuginosa*; при этом для *Q. sessiliflora* принимается полифилетическое происхождение по крайней мере из двух центров — из Великобритании и южных Альп.

Приведенных примеров достаточно, чтобы судить о том разнообразии точек зрения, которые существуют у разных авторов по вопросу о происхождении подсекции *Robur* в целом и ее отдельных представителей и которые в значительной степени имеют спекулятивный характер. Нам необходимо еще остановиться на двух русских работах, в которых затрагивается интересующий нас вопрос.

Так, В. Н. Андреев (I) совершенно правильно считает, что процесс эволюции группы *Robur* происходил не только в Западной Европе, но также на Кавказе, в Крыму и в М. Азии. Но при этом он совершенно неправильно считает закавказский *Q. Hartwissiana* Stev. (называемый им *Q. armeniaca* Kotschy) молодым видом, недавно произошедшим от *Q. sessiliflora*, с которым, как мы видели, он имеет весьма мало общего. В последнее время интересные соображения об эволюции этой группы были высказаны Е. Н. Синской (21); она считает, что „праматеринская" форма наших видов представляла собой большой комплекс форм, слабо диференцированных экологически соответственно слабой диференциации типов и группировок растительности аркто-третичной флоры в эпоху ее переселения в Европу. Синская относит образование современных нам видов подсекции *Robur* к плиоцену и высказывает предположение, что этот формообразовательный процесс происходил наиболее интенсивно в восточном Средиземноморьи— на Балканах, в Передней Азии, вообще „на Ближнем Востоке". „На Кавказ вероятно попал еще богатый комплекс форм из общего аркто-третичного комплекса, еще не обедненный предыдущим процессом экологической диференциации", под влиянием которой, а также и географической изоляции выработались новые местные формы, которые были ближе к *Q. armeniaca* (= *Q. Hartwissiana*), чем к другим нашим дубам. *Q. Hartwissiana* наиболее влаго- и теплолюбив и по своей экологии наиболее близок к исходным третичным формам. Образование других видов происходило параллельно с выработкой консоциаций на сухих светлых местах, и этот процесс продолжался и в послеледниковое время, особенно во время ксеротермического периода, и вплоть до нашего времени; незаконченность процесса формообразования вместе с автохтонностью дубов на Кавказе объясняет, по мнению Синской, то обилие форм дубов, которое имеется на Кавказе.

Автохтонность многих видов дубов подсекции *Robur* на Кавказе и локализация здесь видообразовательного процесса этой группы есть однако явление позднейшее, и, как мы видели выше, первоначальная история этой группы проходила далеко на севере. Еще в миоцене в Европе были обильно представлены дубы совершенно иного типа — с цельными вечнозелеными листьями, близкие к субтропическим видам этого рода. Дубы типа *Robur* в это время в Европе еще отсутствуют, если не считать миоценового *Q. tephrodes* Ung., принимаемого за родоначальника видов этой группы, но который в действительности вряд ли имеет к ней какое-либо отношение. Ископаемые дубы несомненно этого типа появляются в Европе только с самого конца миоцена, сначала в северной и средней Европе и затем в южной, где они известны только с плиоцена. Из плиоце-

новых отложений западной Европы известны многочисленные отпечатки листьев таких дубов, неоднократно описывавшиеся под различными видовыми названиями; критическая обработка всего этого палеонтологического материала по плиоценовым видам подсекции *Robur* и сведение обширной синонимики являются задачей будущих исследователей, и в настоящее время в этом отношении сделаны только первые попытки. Вместе с тем существуют весьма существенные разногласия относительно увязки этих ископаемых форм с современными. Так например Депапе (Depape) в 1912 г. (33) объединил все найденные им в долине Роны и многие из описанных ранее листьев типа *Robur*, в том числе *Q. Furnhelmii* и *Q. pseudocastanea* в один сборный вид, который был им поставлен в ближайшую связь с *Q. Mirbeckii*; таким образом *Q. Mirbeckii* является по мнению Депапе древнейшим европейским представителем подсекции *Robur*. В 1922 г. (34) тот же автор, объединяя все ископаемые остатки этого типа в цикл *Q. hispanica* Rer., отмечает неоднородность этого цикла и устанавливает в нем три типа: один близкий к *Q. Mirbeckii*, другой к *Q. lusitanica* и третий, к которому относятся также *Q. robur pliocenica* Laur. из Cantal'я и *Q. Lamottei* Sap. из Mont d'Or, — к *Q. sessiliflora*; наконец наиболее древние арктические виды подсекции *Robur*, как *Q. groenlandica* Heer и *Q. Furnhelmii* Heer Депапе относит к типу *Q. Mirbeckii*.

Иначе толкуют ископаемые формы подсекции *Robur* Лоран и Марти (56), которые дают следующую схему генетических отношений их к современным нам видам: *Q. roburoides* Gaud. (с присоединением к нему *Q. pseudorobur* Kov., *Q. hispanica* Rer., *Q. pseudocastanea* Göpp., *Q. senegalliensis* Mass. p. p., *Q. lucumonum* Gaud. p. p., *Q. etymodrys* Ung. p. p., *Q. sessiliflora fossilis* Sap., *Q. Lamottei* Sap., *Q. Fallopiana* Mass.), они сближают с *Q. mongolica* Fisch;—var. *Carsanii* Mass. (с *Q. hispanica* Rer., Q. *deuterogena* Ung., *Q. Mirbeckii antiqua* Sap. и др.) сближается с *Q. Mirbeckii* Dur;—var. *robur pliocenica* Sap. (с *Q. subrobur* Göpp., *Q. sessiliflora fossilis* p. p.) сближается с *Q. sessiliflora* Sal;—var. *palaeopubescens* Sap. (с *Q. Cupaniana* Guss., *Q. esculus* Boiss., *Q. Brutia* Ten. и др.) сближается с *Q. lanuginosa* Lam.

В этой схеме совершенно нельзя согласиться с отождествлением наиболее характерных и широко распространенных ископаемых видов типа *Robur* Европы с восточно-азиатским *Q. mongolica* тем более, что последний настолько похож по листьям на некоторые из европейских видов подсекции *Robur*, что сближение с ним ископаемых отпечатков листьев в ущерб европейским видам подсекции *Robur* не может быть достаточно обоснованным. Но в этой схеме, так же как и в работе Депапе, нельзя не видеть положительного и существенного прогресса по сравнению с прежними авторами, заключающегося в том, что ископаемые формы, описанные как отдельные виды, но часто представляющие собой индивидуальные варианты одного типа, по возможности сводятся в более реальные и широкие видовые единицы; тем самым уничтожается чрезмерное множество ископаемых видов весьма сомнительной реальности, и объединенные видовые циклы становятся более легко обозримыми и более удобными для филогенетических построений. Такой более широкий объем плиоценовых видов с признанием внутри их индивидуальной и быть может намечающейся расовой изменчивости может быть обоснован и теоретически. Действительно, при большей однородности климатических условий в плиоцене и значительно более раннем этапе эволюции ареалы видов несомненно должны были быть более обширными, чем

в настоящее время, после того как в результате послеплиоценовых климатических пертурбаций, диференциации климатов и орографических изменений в разные периоды и в различных странах имели место видообразовательные процессы с соответствующей им дивергенцией признаков и образованием более узко локализированных географических рас. Признавая таким образом более широкий объем видов у плиоценовых представителей подсекции *Robur*, занимавших более обширные ареалы, мы ни в коей мере не можем рассматривать эти плиоценовые виды как „сингамеоны" Лотси, то есть как комплексы, заключающие в себе готовые и впоследствии неизменяемые, а только перетасовываемые зачатки позднейших видов. Наоборот, преобразование плиоценовых видов подсекции *Robur* в современные нам виды представляется нам как диалектический и творческий процесс, во время которого под влиянием изменений внешних условий, приспособляемости и отбора происходит новообразование и дивергенция наследственных признаков, и новые виды образуются не как осколки „сингамеона", а как трансформированные и качественно отличные производные плиоценовых видов.

Наиболее удачное толкование плиоценовых видов подсекции *Robur*, насколько оно возможно на основании имеющегося большого, но весьма неполного ископаемого материала, дано, как нам кажется, в работах болгарских исследователей Стефанова (75) и Стоянова и Стефанова (79). Эти авторы считают, что ископаемые европейские виды этой подсекции, несмотря на полиморфизм их, следует объединить в один сборный вид *Q. roburoides* Berangé, так как в нашем распоряжении нет никаких точных руководящих данных для того, чтобы подвергнуть диференциации этот видовой комплекс. *Q. roburoides* Ber. таким образом и должен рассматриваться как непосредственный плиоценовый предок современных нам видов этой подсекции. Он был в плиоцене широко распространен по Европе, и остатки его под этим или другими названиями известны из многочисленных пунктов Франции, Италии, Reveur'а в Голландии, Балканского полуострова — в том числе Курило около Софии в Болгарии и т. д.

Q. roburoides имеет листья на черешках 0,5—1,5 *см* длины с удлиненно-эллиптической пластинкой 5—12 *см* длины и 2—6,5 *см* ширины, по краю неглубоко выемчатые и с короткими более или менее широко округленными лопастями по 7—8 с каждой стороны и с таким же числом вторичных жилок, идущих только в лопасти при полном отсутствии интеркалярных жилок. Среди листьев этого типа наблюдается довольно значительная изменьчивость по величине и форме пластинки, числу, лопастей, жилок и пр., и в качестве крайних вариантов того же типа могут быть выделены: 1) var. *Cardanii* Baulay, отличающаяся удлиненным основанием пластинки листа и большим до 80° углом отхождения вторичных жилок в нижней части пластинки, и 2) var. *robur pliocenica* Saporta, отличающаяся более раздвинутыми вторичными жилками и наличием немногих и слабо выраженных интеркалярных жилок, что указывает на некоторую усложненность этой формы по сравнению с предыдущими. Кроме этих форм Стоянов и Стефанов (79) описывают из отложений Курило около Софии отпечатки листьев, которые они считают идентичными с кавказским *Q. Hartwissiana* Stev., но которые по существу также следует причислить к циклу форм *Q. roburoides*. Вместе с тем весьма вероятно, на что указывает и Стефанов (75), что в принимаемый в таком объеме *Q. roburoides* включаются, особенно на западе Европы, и остатки дубов типа *Q. Mirbeckii*, в действительности имеющие мало общего с дубами группы *Robur*,

но весьма схожие с ними по форме листьев. Таким образом цикл *Q. roburoides* в таком его понимании является быть может более широким, чем действительные предки видов подсекции *Robur*, но для диференциации его нет необходимых материалов.

Итак, верхне-третичные виды подсекции *Robur*, объединяемые в сборный вид *Q. roburoides* Ber., были широко распространены в средней и южной Европе, и вероятно, ареал их заходил в пределы европейской части Союза, на Кавказ и в М. Азию, хотя из этих областей мы и не имеем ископаемых остатков этого вида. Отсутствие ископаемых остатков не дает возможности установить, какие именно—сидячие, как у *Q. sessiliflora*, или на плодоножках, как у *Q. robur*—плоды были у этого ископаемого дуба. По всей вероятности в этом отношении *Q. roburoides* обладал значительной изменчивостью, и быть может по этому признаку, если бы были найдены соответствующие ископаемые остатки, можно было бы диференцировать этот сборный вид на более узкие циклы, соответствующие группам *Pedunculatae* и *Sessiliflorae*. Но есть основание предполагать, что примитивные виды подсекции *Robur* обладали плодами на длинных плодоножках и что сидячие плоды цикла *Sessiliflorae*—признак позднейший; на это указывает хотя бы довольно часто наблюдаемое у *Q. sessiliflora* и особенно у некоторых форм *Q. iberica*, наиболее примитивного из сидячецветных дубов подсекции *Robur*, удлиннение плодоножки, что можно признать атавистическим признаком. Во всяком случае процесс диференциации плиоценового *Q. roburoides* на две группы форм с плодами на длинных плодоножках и с плодами совсем или почти сидячими несомненно начался уже давно, вероятно, в плиоцене, и дальнейшее развитие этих двух циклов шло независимо и более или менее параллельно. На это указывает то, что в той и другой группе мы имеем сохранившиеся до нашего времени примитивные формы, близкие к плиоценовым видам подсекции *Robur*,— *Q. iberica* Stev. и другие виды ряда *Ibericae*, среди *Sessiliflorae* и *Q. Hartwissiana* Stev. и другие виды ряда *Hartwissianae*, среди *Pedunculatae*, и затем более молодые и усложненные виды, принадлежащие соответственно к *Eusessiles* и *Euroburae*.

При этом первые два ряда—*Hartwissianae* и *Ibericae* по некоторым признакам—главным образом по вегетативным органам—гораздо более сходны между собой чем ряды *Euroburae* и *Haas*, с одной стороны, и с другой—*Eusessiles*, значительно сильнее разошедшиеся в процессе эволюции. Древнее еще в их достаточно примитивных формах разделение групп *Pedunculatae* и *Sessiliflorae* оказывается возможным установить как-раз на основании изучения кавказских видов *Q. Hartwissiana* и *Q. iberica*, этих наиболее примитивных из сохранившихся до наших дней реликтовых представителей этих групп, и, вместе с тем, изучение этих двух видов дает возможность подвергнуть сравнению ход развития эволюционного процесса в этих обеих группах. При всем сходстве хода процесса эволюции в этих двух группах—постепенное увеличение рассеченности листьев, уменьшение числа лопастей и вторичных жилок, появление интеркалярных жилок и общее усложнение жилкования—между ними замечаются и характерные различия.

Так, в группе *Pedunculatae* наблюдается развитие своеобразного признака—ушков в основании листьев, которые отсутствуют у более примитивных видов этого цикла и вместе с тем столь характерны для *Q. robur* и других более молодых видов; вместе с тем идет укорачивание черешка листьев, который у *Q. roburoides* и видов *Hartwissianae* так же, как и у видов *Haas*, часто до 1,5 *см*, дл., а у наи-

более молодых видов этой группы — *Q. robur* и особенно у кавказских *Q. pedunculiflora* и *Q. imeretina* — едва выражен, так что листья почти сидячие.

В группе *Sessiliflorae* образования ушков не происходит, и листья, самое большое, имеют иногда очень слабую выемку у основания; вместе с тем у видов этой группы не наблюдается укорачивания черешка, который у всех видов сохраняет примерно ту же длину как у *Q. iberica*. Вместе с тем при большом сходстве главным образом в вегетативных органах примитивных форм обеих групп — рядов *Hartwissianae* и *Ibericae*, — что свидетельствует о нахождении их примерно на одном уровне развития, конечные члены группы *Pedunculatae* являются значительно более усложненными и специализированными, чем конечные члены группы *Sessiliflorae*. Об этом свидетельствует и совокупность морфологических признаков, главным образом в отношении развития ушков, редукции черешка и усложнения жилкования, и их экология. Действительно, обладающий весьма широким ареалом и заходящий далеко в восточную и северо-восточную Европу *Q. robur* гораздо более приспособлен к крайностям послеледникового резко континентального климата, чем *Q. sessiliflora*, ареал которого ограничен климатически более умеренными странами Западной Европы и наших южных предгорий, или *Q. lanuginosa*, который при всей своей засухоустойчивости является видом теплолюбимым и вместе с тем нигде не уходит от моря далеко в глубь континента. И то, что в группе *Sessiliflorae Q. sessiliflora* занимает такое же, хотя и не столь удаленное, положение по отношению к *Q. iberica*, какое *Q. robur* занимает по отношению к видам серии *Hartwissianae*, как нам кажется, является совершенно определенным доказательством против вообще весьма мало обоснованной гипотезы Гамса (40) о гибридном происхождении *Q. sessiliflora*; ни положение этого вида в системе как одного из этапов развития группы *Sessiliflorae*, ни морфологические его признаки, ни характер ареала не дают никаких оснований считать его продуктом скрещивания *Q. robur* с *Q. lanuginosa*, как это делает Гамс.

В группе *Pedunculatae*, как мы видели выше, ясно намечаются две обособленные линии развития: одна мезофильная европейская, к которой принадлежит *Q. robur* — ряд *Euroburae*, и другая ксерофильная, переднеазиатская — ряд *Haas*.

Для видов этого последнего ряда характерна крупная и глубокая, почти полушаровидная и толстостенная плюска, с весьма правильным, концентрическими кольцами, расположением чешуй, и затем листьями на длинных черешках без ушков в основании; в этом отношении выделяется только *Q. Haas*, у которого иногда бывают листья на коротких черешках и с более или менее ясно выраженными ушками (см. например экземпляр Котши № 374 Ciliciaad pag. Güllek et Nimrum, 3800[1]! или сборы Борнмюллера из Амазии), хотя на рисунке этого дуба у Котши изображены листья с длинными черешками и без ушков. Все виды этого ряда обладают ясно выраженным, ксероморфизмом, что наименее выражено у *Q. erucaefolia*. *Q. Haas* описанный из Киликии, распространен в горах М. Азии. С острова Корфу и из Вифинии была описана особая форма этого вида — v. *atrichoclados* Borb. et Bornm. (26). *Q. kurdica* свойствен Курдистану и турецкой Армении и наконец остальные два вида — восточному Закавказью.

Исходной формой для развития этого ряда мог быть тот же плиоценовый *Q. roburoides* или какая-то ближе неизвестная малоазий-

ская его раса, имевшая быть может уже в плиоцене более или менее выраженные признаки ксероморфизма, как это характерно для *Q. armeniaca* Kotschy. Эволюция этого ряда и образование современных нам видов происходило в горах М. Азии под влиянием засушливого и особенно во внутренних частях страны резко континентального климата. Наиболее близкий к исходной форме из ныне живущих видов этого ряда должен иметь листья без ушков и на длинных черешках и мало измененные по сравнению с типом *Q. Hartwissiana* и *Q. armeniaca* плоские чешуйки плюски. Такие признаки свойственны современному нам *Q. kurdica*, который таким образом и может считаться наиболее примитивным типом этого ряда. Те же признаки свойственны и *Q. erucaefolia*, но этот вид имеет уже сильно усложненное строение листьев, глубоко рассеченных на длинные и по краю крупнозубчатые доли. *Q. Haas*, сохраняя еще более простое строение плюски, обнаруживает усложненное строение листьев (наличие ушков) и редукцию черешка, и наконец *Q. longipes* резко отличается сильно усложненным строением плюски с сильно вздутыми чешуями. Как бы то ни было, эволюция этого ряда, протекавшая в западных частях Анатолии, куда ранее всего мог проникнуть через Эгейскую сушу или через Понтийское плато *Q. roburoides*, очевидно сопровождалось миграцией видов в восточном и северо-восточном направлении, и соответственно этому проникновение на Кавказ представителей этой группы — *Q. longipes* и *Q. erucaefolia* произошло с юго-запада. Миграции дуба по весьма засушливым горным хребтам Армении и северно-западной Персии могло содействовать то относительное увлажнение климата, которое соответствовало ледниковому периоду Европы.

Что касается европейской линии развития группы *Pedunculatae*, приведшей к современному нам *Q. robur*, то, как мы уже указывали выше, не имеется достаточно материалов для того, чтобы установить время и место трансформации плиоценового *Q. roburoides* в *Q. robur*. Повидимому образование *Q. robur* следует отнести к самому концу плиоцена или вернее к постплиоцену. Так, Сапорта (Saporta, 68, 69, и др.) указывает, что *Q. robur* появился в северной Франции в конце плиоцена, а в южной и средней только в начале четвертичного времени. Однако Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 27) отмечает остатки настоящего *Q. robur* в центральном массиве Франции только в межледниковых рисс-вюрмских отложениях. По сводке Шенка (Schenk, 85), *Q. robur* известен из нижне-четвертичных и межледниковых отложений Ланненбурга и Ганновера и в межледниковых отложениях Marschwyll в Швейцарии. Много остатков *Q. robur* известно по Паксу и Криштофовичу (12) из четвертичной флоры Ganolz в Высоких Татрах, а также в постплиоценовых туфах долины Днестра близ Даробана бывш. Хотинского уезда, в урочище Кашкада близ с. Мишкутанцы в Подолии и долине р. Студенка. Верхне-третичные остатки листьев типа *Q. robur*, возможно относящиеся не к этому виду, отмечены Палибиным для Акчагильских отложений восточного Закавказья и для понтических отложений Украины (Алехин, 1).

Из всех этих данных видно, что *Q. robur* существовал в Европе еще в доледниковое время, причем, как нам кажется, возникновение этого вида должно быть отнесено не к плиоцену, а к началу четвертичного периода, ко времени, непосредственно предшествовавшему оледенению. Наступившее при этом изменение климатических условий в сторону похолодания могло стимулировать отбор наиболее холодоустойчивых форм *Q. roburoides* и трансформацию их в более холодостойкий *Q. robur*. Этот процесс сопровождался частичным вымиранием

Q. roburoides, но наряду с этим некоторые участки ареала этого вида оказались в более благоприятных условиях, и *Q. roburoides* здесь, в области сохранения третичных флор, мог сохраниться до наших дней в мало измененном виде, как *Q. Hartwissiana* и другие виды этой серии. Многочисленные миграции и изменения ареала *Q. robur* в течение ледникового времени не дают возможности установить место исходного ареала этого вида тем более, что ископаемые остатки *Q. roburoides*, как мы видели выше, имеют широкое распространение по всей южной и отчасти средней Европе. По всей вероятности процесс трансформации *Q. roburoides* в *Q. robur* происходил в более континентальных условиях востока Западной Европы — на сухих сильно освещаемых солнцем склонах предгорий Карпат и северных Балкан.

Q. robur, еще до максимального — рисского — оледенения повидимому успел распространиться на обширной территории западной и отчасти Восточной Европы, и таким образом великое рисское оледенение должно было вызвать сокращение ареала этого вида и его оттеснение в убежища древесной растительности Европы. Мы не можем здесь детально остановиться на вопросе о локализации ледниковых убежищ древесных перод Европы и в том числе дуба, и в этом отношении можно лишь указать на обстоятельную работу Леммермайра (Lämmermayr, 58) и на интересные указания Стоянова (77) об одинаковом ареале бука и дуба в дилювии.

По окончании великого рисского оледенения наступил теплый и влажный рисс-вюрмский межледниковый период, продолжительность которого оценивается примерно в 60 000 лет. В этот период происходило наступление древесной растительности на освободившиеся от льда территории, которая из своих рисских убежищ распространилась широко по пространствам Западной и Восточной Европы. В это время многие породы с современным западно-европейским ареалом были распространены значительно дальше к востоку чем теперь, и например островное реликтовое местонахождение граба на Донецком кряже есть повидимому следствие его более широкого распространения именно в этот период. По сравнению с послеледниковым атлантическим временем, наиболее благоприятным для расселения к северу и к востоку более теплолюбивых древесных и в частности дуба, рисс-вюрмское время представляло гораздо большие возможности для занятия идущими с запада древесными пространств Восточной Европы хотя бы потому, что при весьма благоприятных климатических условиях этот период имел длительность в 60 000 лет против 1400 лет атлантического времени или около 2500 лет его вместе с относительно благоприятным для расселения некоторых пород бореальным периодом. Как показывают исследования Клеопова (9, 48) и Лавренко (57), территория Украины в рисс-вюрмское межледниковое время состояла из более термофильных видов, и те уцелевшие на территории Украины лесные реликты, которые раньше считались реликтами третичными, должны быть приняты за реликты рисс-вюрмского периода. Широкое распространение лесов в рисс-вюрме привело к широкому контакту лесов Украины и лесов Сев. Кавказа, и именно к этому времени должно быть отнесено проникновение *Q. robur* (так же как и *Q. sessiliflora*) в Предкавказье с северо-запада через прилегающие районы Украины и юга РСФСР, которые в то время если и не были сплошь покрыты лесами, то имели характер лесостепи. К этому же времени следует вероятно отнести и далекое проникновение дуба на восток, о котором свидетельствует описанный Криштофовичем (13) отпечаток дуба из „послеледниковых“ отложений востока Тургайской области; быть

может в отдельных наиболее благоприятных местонахождениях дуб здесь сохранился и до исторического времени (Литвинов, 16). Более позднее чем в рисс-вюрмское время проникновение *Q. robur* на Кавказ не может быть принято и потому, что здесь на Кавказе с того времени имела место дальнейшая эволюция этого типа и образование новых видов, близких к *Q. robur*, но хорошо от него отличимых. Такими эндемичными для Кавказа и именно здесь сформировавшимися видами являются Дагестанский *Q. pedunculiflora* и Западно-Закавказский *Q. imeretina* — расы близкие к *Q. robur* и вместе с тем обладающие посравнению с ним вторичными усложненными чертами строения (дальнейшая редукция черешков, увеличение ушков в основании листьев, меньшее число и неравномерность лопастей, усложненное жилкование и т. д.). Ареал *Q. pedunculiflora* составляет непосредственное продолжение ареала *Q. robur* в направлении к юго-востоку; вероятно *Q. pedunculiflora* сформировался в горах Дагестана, откуда он впоследствии мигрировал к югу и к северо-западу, входя таким образом на Северном Кавказе вновь в соприкосновение с ареалом *Q. robur*. Признавая, что *Q. pedunculiflora* сформировался на Кавказе, мы тем самым должны признать его не идентичным с соответствующей ему расой черешчатого дуба Балканского полуострова, которая, как мы видели выше, часто смешивается с кавказским *Q. pedunculiflora*. Что касается *Q. imeretina*, то ареал его значительно отодвинут к югу от современного предкавказского ареала *Q. robur*, и такое положение этого ареала свидетельствует о том, что некогда *Q. robur* заходил значительно дальше на юг в западном Закавказьи, где в настоящее время он отсутствует.

Последнее вюрмское оледенение обусловило на территории восточной Европы уничтожение или обеднение лесов, хотя и не в такой степени, как оледенение рисское. Следы этого оледенения имеются также и на Кавказе (Рейнгардт), и возможно, что именно в это время *Q. robur* проник дальше на юг в западное Закавказье, где, в связи с последующей изоляцией, и произошло образование особой расы — *Q. imeretina*. На Украине и вообще на юге Восточной Европы вюрмское оледенение не уничтожило полностью древесной растительности, и она, как указывает Клеопов, могла пережить это время в долинах рек, защищенных от влияния холода. По окончании вюрмского оледенения эти убежища древесных пород послужили центром заселения освободившейся от оледенения территории.

Послеледниковая миграция *Q. robur* из его убежищ достаточно хорошо прослежена методом изучения пыльцы из торфяников, и в общем для всей Европы установлена единообразная за немногими уклонениями схема последовательности древесных пород и максимального распространения дуба с наибольшим продвижением его на север в атлантическое время. Что касается в частности территории европейской части СССР, то еще Коржинский (10) указывал на то, что дуб, как и другие элементы широколиственного леса, пришел сюда с запада. В последнее время история проникновения дуба на русскую равнину методом исследования пыльцы довольно подробно прослежена Герасимовым (5), причем получается ясная картина распространения дуба с запада; таким образом фактические данные как будто совершенно исключают послеледниковую миграцию дуба на европейско-русскую равнину с Кавказа, и очевидно этот путь для миграции лесных растений является быть может за редкими исключениями для некоторых травянистых форм совершенно исключенным, так как этому препятствовала уже существовавшая в это время особенно широкая и непроходимая в бореальный период область степей.

Итак, если подвести итоги всему сказанному о кавказских дубах группы *Pedunculatae*, то получается следующее: прежде всего на Кавказе имеется ближайший к третичному *Q. roburoides*, *Q. Hartwissiana*, реликт плиоценовой лесной флоры южно-европейского типа; затем представители южной передне-азиатской ветви этой группы *Q. longipes* и *Q. erucaefolia*, мигрировавшие на Кавказ с юго-запада, и наконец пришедший на Кавказ с севера *Q. robur* и образовавшиеся на Кавказе его молодые расы — *Q. pedunculiflora* и *Q. imeretina*, эндемичные для Кавказа.

Таковы в общих чертах этапы развития черешчатых видов подсекции *Robur*, которые представлены на Кавказе и которые соответствуют различным этапам и влияниям в развитии флоры Кавказа.

Что касается группы *Sessiliflorae*, то здесь прежде всего бросается в глаза большая морфологическая и экологическая пластичность наиболее близкого к *Q. roburoides* реликтового представителя этого ряда *Q. iberica* по сравнению с его аналогом и в группе *Pedunculatae* *Q. Hartwissiana*. Последний — весьма консервативный тип, как морфологически весьма однообразный и мало варьирующий, так и экологически приуроченный к лесам Западного Закавказья и не выходящий почти за пределы этой области. Между тем *Q. iberica* широко распространился по всем лесным областям Кавказа и, выйдя из Колхиды, где сохранилась третичная флора Закавказья, он стал обычным и широко распространенным компонентом не только „третичных“, но и „реликтовых“ (в смысле Коржинского) лесов Кавказа, находящихся в весьма различных климатических и экологических условиях. Наибольшее распространение этого вида в западной части Закавказья и большая редкость его в Талыше, для которого он даже не указывается Гроссгеймом (мне все же пришлось видеть несомненные гербарные экземпляры этого вида из Талыша), заставляет признать, что исходной областью распространения этого вида на Кавказе было Западное Закавказье и что миграция его на восток есть явление позднейшее, которое по всей вероятности может быть отнесено к периоду широкой экспансии новых лесных фитоценозов и в частности дубовых лесов на место сильно видоизмененной или уничтоженной в ледниковое время на большей части Закавказья третичной растительности.

В настоящее время мы сравнительно мало знаем ледниковую и послеледниковую историю Закавказья и детали соответствующих миграций и изменений растительности и флоры. Но, как показывают исследования Рейнгардта (20), построенные для Западной Европы схемы ледникового времени в общем приложимы и к Кавказу, и имеющиеся здесь следы наступания ледников в общем соответствуют европейским периодам оледенения.

Точно так же и послеледниковая история Кавказа повидимому слагалась из тех же фаз, что и история большей части Европы, хотя быть может и не было точной сихронизации между фазами изменения климата и растительности на Кавказе и в Западной Европе. Но во всяком случае Кавказ переживал в общих чертах те же фазы послеледниковой эволюции растительного покрова, среди которых „период дуба“, более или менее соответствующий атлантическому периоду Европы, и мог быть фазой наибольшего распространения *Q. iberica* из западно-закавказского центра. Приуроченность в прошлом *Q. iberica* к западному Закавказью наиболее соответствует и общему ареалу *Q. roburoides*, который, конечно насколько он нам известен, является по существу видом, приуроченным к плиоценовым лесам южной Европы и вероятно только краем ареала захватывавшим западную часть Кав-

каза. По преимуществу западно-европейское распространение именно той формы *Q. roburoides*, которая была исходной для сидячецветной группы подсекции *Robur-Sessiliflorae*, подтверждается и современным распространением этой группы, для членов которой совершенно ясно западно-европейское происхождение. Действительно, оба наиболее обычных и широко распространенных члена этой группы — *Q. sessiliflora* и *Q. lanuginosa* совершенно ясно приурочены к Западной Европе, и крымско-кавказские участки их ареалов совершенно определенно являются результатом позднейшей миграции их на восток; вместе с тем, нет совершенно никаких фактов, которые указывали бы на прежде бывшее до- или послеледниковое более сильное распространение их на востоке.

Проникновение в Западное Закавказье сидячецветной формы *Q. roburoides* или же непосредственного ее производного *Q. iberica* несомненно должно быть отнесено еще к плиоцену, причем эта связь, так же как и для черешчатой формы *Q. roburoides* или соответствующего ему *Q. Hartwissiana*, могла быть не только через М. Азию, но и через существовавшее в третичное время на месте Черного моря Понтийское плато. Так же, как и для древних представителей группы *Pedunculatae*, ареал которых захватывал северо-восточную часть М. Азии, где их дериватом является *Q. armeniaca*, третичные *Sessiliflorae* вероятно были распространены не только в Западном Закавказье, но и в прилегающих частях М. Азии, где до настоящего времени сохранился — на Понтийском хребте и в Турецкой Армении — весьма близкий к *Q. iberica* вид — *Q. mannifera* Lindl.

В своем широком распространении на Кавказе *Q. iberica*, как мы уже указывали выше, проявил значительную пластичность, соответственно чему и образовались местные расы, более или менее близкие к этому виду. Одна из этих рас, хорошо отличимая от *Q. iberica* — это Причорохский *Q. longifolia*. Другая — более близкая к *Q. iberica* и менее диференцированная раса — это восточно-закавказский *Q. hypochrysa*: большая морфологическая близость этой расы к *Q. iberica* очевидно объясняется недавней ее диференциацией, что соответствует изложенным выше соображениям о поздней миграции *Q. iberica* в восточную часть Кавказа. Отщепившийся только недавно от *Q. iberica* *Q. hypochrysa* вместе с тем обладает и намечающимися вторичными признаками, что сказывается например в существующих у него иногда интеркалярных жилках и т. д.

Таким образом в противоположность группе *Pedunculatae*, где примитивный тип представлен одним только весьма консервативным *Q. Hartwissiana*, а разнообразие кавказских форм этой группы есть следствие миграции и видообразования вторичных типов, в группе *Sessiliflorae* мы видим широкое распространение сильно пластичного *Q. iberica* и диференциацию его на несколько местных рас, которые по существу являются мало измененным вариантом древнего реликтового типа.

Ископаемые остатки опять-таки не дают возможности точно установить время и место трансформации сидячецветной формы *Q. roburoides* в современные нам *Q. sessiliflora* и *Q. languinosa*. В данном случае имеется еще лишнее усложнение в том, что при большом сходстве формы листьев у этих двух видов точное отнесение ископаемых остатков к одному из них является весьма затруднительным. Лоран и Марти (56) считают, что оба эти вида существовали в Западной Европе еще в плиоцене, причем они связывают *Q. lanuginosa* с *Q. roburoides* var. *palaeo-pubescens* Sap. и *Q. sessiliflora* с var. *robur pliocenica* Sap.

Остатки обоих видов в верхнем плиоцене указывались Сапорта и другими авторами, но все они не вполне достоверны. Вполне определенны остатки этих видов из четвертичного времени, в частности из межледниковых отложений. Ледниковая и послеледниковая история миграций Q. *sessiliflora*, в общем соответствует таковой Q. *robur*, с тем однако, что Q. *sessiliflora* повидимому запаздывал по сравнению с последним в своем продвижении на север; вместе с тем он, как и многие другие западно-европейские виды, не мог проникнуть столь далеко, как Q. *robur*, в восточную Европу, климатические условия которой для него очевидно были и есть мало благоприятны, и восточная граница его ареала в общем соответствует ряду других границ западно-европейских древесных, в частности границе европейского бука, *Fagus silvatica*; тем не менее, общий характер современного распространения Q. *sessiliflora* в Зап. Украине, в Крыму и на Сев. Кавказе заставляет принять для него, как и для Q. *robur*, северный путь миграции его на Кавказ. Пришедший таким образом на Кавказ с запада, Q. *sessiliflora* не дал здесь начала каким-либо новым производным расам, и быть может только сильно выраженная у кавказского Q. *sessiliflora* шизофилия является признаком образующейся здесь, но еще не вполне установившейся расы с сильно рассеченными листьями.

Что касается экологически сильно отличающегося от Q. *sessiliflora* пушистого дуба Q. *lanuginosa*, то этот вид, более теплолюбивый и засухоустойчивый, как известно, приурочен главным образом к южной Европе и сравнительно недалеко заходит в пределы средней Европы. Недавно найденные изолированные местонахождения этого вида в средней Германии около Иены и в долине р. Одера [Ульбрих (Ulbrich), 83] свидетельствуют о более далеком его распространении к северу, которое имело место вероятно во время сухого, „бореального" периода. На Кавказ этот вид мог проникнуть только с запада, с Балканского полуострова, причем для него, так же как и для всех обычно сопровождающих его видов, наиболее вероятным является путь миграции через Понтийское плато, которое, как известно, погрузилось в море в начале четвертичного периода. Столь раннее проникновение этого вида на Кавказ указывает на значительно более раннее формирование этого вида, что, судя по ископаемым остаткам, вряд ли возможно. Поэтому быть может правильнее предположить о более поздней миграции этого вида через северное побережье М. Азии, где этот вид является достаточно широко распространенным и до нашего времени. В Крым этот вид мог попасть независимо от Кавказа через Добруджу при посредстве „скифского" хребта польских геологов [Шапер (Szaper), 80]. Какой бы из этих путей миграции на Кавказ ни принять для этого вида, он вероятно сначала мог проникнуть в Западное Закавказье, в северной части которого он сохранился и до нашего времени и где он является широко распространенным элементом приморского шибляка. Проникновение этого вида в восточную часть Кавказа — в Дагестан — очевидно является позднейшим и должно быть отнесено, так же как и для многих ныне обитающих в Дагестане средиземноморских форм, общих с Западным Закавказьем и с Крымом, к засушливому „бореальному" времени — периоду наибольшей экспансии этого комплекса форм на восток. Как и Q. *sessiliflora*, Q. *lanuginosa* не дал на Кавказе каких-либо новых и эндемичных рас и изменчивость его здесь не отличается от изменчивости его в Западной Европе.

Итак, подводя итоги сказанному о группе *Sessiliflorae* на Кавказе, мы можем констатировать большую пластичность и широкое распро-

странение реликтового *Q. iberica* с образованием местных рас этого вида и, наоборот, значительную константность позднейших членов этого ряда, *Q. sessiliflora* и *Q. lanuginosa*, которые оба являются пришельцами на Кавказ с запада.

Заканчивая таким образом наш обзор дубов Кавказа, мы должны еще остановиться на тех проблемах, которые могут быть намечены для дальнейшего более углубленного изучения кавказских видов рода *Quercus*. Кроме подробного монографического изучения всех европейских и передне-азиатских представителей рода *Quercus*, подробного изучения рас полиморфных рядов *Euroburi* и *Eusessiles*, внимание исследователей должно быть обращено на изучение экологии дубов Кавказа, которая нам в настоящее время известна весьма поверхностно. Изучение факторов и особенностей организации, обусловливающих консерватизм *Q. Hartwissiana* и, с другой стороны, большую морфологическую и экологическую пластичность *Q. iberica*, приуроченность *Q. imeretina* к небольшому району западного Закавказья при громадном распространении почти по всему континенту Европы морфологически весьма сходного с ним *Q. robur*, эти и аналогичные этим вопросы применительно к другим видам кавказских дубов должны быть предметом углубленного экологического исследования, которое даст новые материалы для восстановления процесса эволюции кавказских видов и всей подсекции *Robur* в целом.

Таблица для определения кавказских видов рода *Quercus* L.

1. Чешуи плюски длинные, линейные, отстоящие и отвороченные. Листья с крупными, почти треугольными, на конце приостренными зубцами, снизу густо серовато-бело опушенные или неглубоко- и туполопастные, с лопастями, несущими на конце короткое острие, и тогда совсем или почти голые, до 10—18 *см* длины . . . . *Q. castaneaefolia* C. A. M.
   Чешуи плюски короткие, значительно короче плюски, прижатые или только кончиками немного отстоящие, реже удлиненные и не плотно прижатые к плюске 2
2. Листья очень крупные, до 20 иногда до 30 *см* длины, совершенно цельные, по краю с небольшими загнутыми вперед зубцами . . . . *Q. pontica* K. Koch
   Листья обычно более мелкие, более или менее глубоко-лопастные или крупно-зубчатые 3
3. Пестичные цветы и плоды на длинных плодоножках, значительно превышающих черешки листьев 4
   Пестичные цветы и плоды сидячие или на коротких плодоножках, не длиннее черешков листьев 9
4. Листья коротко и равномерно-лопастные, почти крупно-зубчатые с 9—12 парами полуовальных или тупоугольных лопастей, углубления между которыми не более $^1/_6$—$^1/_{10}$ ширины пластинки; интеркалярные жилки отсутствуют; на нижней стороне листьев в углах между жилками обычно остающееся опушение из рыжеватых волосков . . . . *Q Hartwissiana* Stev.
   Листья более глубоко-лопастные с меньшим числом более длинных, обычно неодинаковых лопастей; интеркалярные жилки обычно выраженные, по крайней мере в нижней части пластинки; опушение сходящее или остающееся, но никогда не бывает рыжеватым 5

5. Плодоножки тонкие и очень длинные; листья обычно неправильной формы, более или менее косые и изогнутые, с немногими, очень различными по длине, более или менее изогнутыми лопастями; плюска небольшая, низкая, блюдцевидная, окружает только основание длинно-цилиндрического жолудя . . . . *Q. imeretina* Stev.
Плодоножки более короткие и толстые; листья более правильной формы, с не столь различными и более прямыми лопастями 6
6. Листья обычно глубоко-лопастные, с 6—8 парами удлиненных, узких, по краю крупно-зубчатых лопастей; плюска глубоко чашевидная, с ясно отстоящими кончиками чешуй . . . . *Q. erucaefolia* Stev.
Листья с меньшим числом лопастей, цельнокрайних или, в виде исключения — с 1—2 крупными зубцами 7
7. Листья плотные, почти кожистые, снизу с густым тонким опушением; плодоножка толстая; плюска крупная, толстая, глубоко-чашевидная, с довольно крупными чешуями, расположенными более или менее правильными, окружающими плюску рядами. . . . . *Q. longipes* Stev.
Листья более тонкие, снизу обычно голые, реже опушенные; плодоножка более тонкая; плюска не столь крупная и толстая, чешуи ее не образуют правильных рядов 8
8. Листья снизу сизо-зеленые, чешуи плюски темнобурые, широко треугольные, с отстоящим более светлым кончиком . . . . *Q. pedunculiflora* Koch.
Листья снизу бледнозеленые; чешуи плюски овальные или широко-ланцетные, серо-опушенные, обычно с прижатым кончиком . . . . *Q. robur* L.
9. Прилистники крупные, до 1,5 *см* длины, остающиеся. Побеги, одногодичные веточки и листья снизу покрыты густым косматым рыжеватым опушением; чешуи плюски узколанцетные, все или по крайней мере в нижней части плюски отстоящие . . . . *Q. macranthera* F. et M.
Прилистники опадающие или остающиеся только у верхушечной почки, но тогда более мелкие; побеги и листья снизу голые или опушенные, но тогда с более коротким сероватым опушением; чешуи плюски прижатые или только кончиками отстоящие 10
10. Листья на одном дереве сильно различные по форме, основания побегов часто почти цельнокрайние, остальные с небольшими крупными зубцами или короткими лопастями. 11
Листья все более или менее одинаковые, глубоко- или коротко-лопастные или почти крупно-зубчатые, и тогда с большим числом зубцов или лопастей 12
11. Побеги и по крайней мере молодые листья снизу густо опушенные; нижняя поверхность листьев бледно-зеленая . . . . *Q. araxina* Grossh.
Побеги и листья снизу совершенно голые; нижняя поверхность листьев буроватая . . . . . *Q. dschorochensis* Koch.
12. Листья с короткими лопастями, почти крупно-зубчатые, с параллельными между собою вторичными жилками; интеркалярные жилки, как правило, отсутствуют 13
Листья более глубоко-лопастные; вторичные жилки обычно изогнутые или извилистые, между собой не параллельные;

по крайней мере в нижней части листа есть 1—2 интеркалярные жилки 15

13. Листья 6—9 *см* длины, по краю курчавые, с немногими лопастями; плюска с слабо опушенными темнобурыми чешуями, заканчивающимися буро-оранжевым отстоящим кончиком . . . . *Q. longifolia* Koch.
Листья не курчавые, обычно более крупные; плюска с густо опушенными серыми чешуями, с буроватым прижатым кончиком 14

14. Листья с 8—11 парами лопастей, плотные, почти кожистые, снизу бледнозеленые, 7—14 *см* длины . . . *Q. iberica* Stev.
Листья с меньшим числом лопастей, обычно более тонкие, снизу желтовато- или золотисто-зеленые, обычно более крупные, 12—18 *см* длины . . . . *Q. hypochrysa* Stev.

15. Листья крупные, 15—18 *см* длины, очень плотно-кожистые, с немногими очень неравными более или менее изогнутыми лопастями, плоды по нескольку на плодоножке до 3 *см* длины . . . . *Q. Kozlowskii* G. Woron.
Листья более мелкие, не столь плотные, более равномерно лопастные, плоды одиночные или по нескольку, сидячие . 16

16. Листья 8—12 *см* длины, вполне развитые, так же как и побеги, совсем или почти голые . . . . . *Q. sessiliflora* Sm.
Листья более мелкие, снизу, так же как и побеги, густо серо-опушенные . . . . *Q. lanuginosa* Lam.

Литература

1. Алехин В. В. Третичная и послетретичная флора южн. России. Журн. Моск. отд. Русск. бот. о-ва, т. 1, 1922. — 2. Андреев В. Н. Гомологические ряды форм некоторых дубов. Тр. по Прикл. бот., генет. и селекции, т. XVIII, в. 2, (1927—1928). — 3. Воронов. Ю. Н. Рецензия на работу И. В. Палибина *Quercus macranthera* F. et M. как ископаемая форма и т. д. Вестн. Тифл. бот сада, вып. 7, 1907 — 4. Воронов Ю. Н. Краткий обзор закавказских дубов в связи с проблемой пробки. Ежегодник Экзотлеса. Москва—Ленинград (1930). — 5. Герасимов Д. А. Изменения климата и история лесов Тверской губ. в послеледниковую эпоху по данным изучения торфяных болот. Изв. Гл. бот. сада, XXV, 4 (1926). — 6. Гроссгейм А. А. Флора Кавказа Т. II. Эривань (1930). — 7. Гроссгейм А. А. Новые данные для флоры Талыша и других областей Кавказа. Вестн. Тифл. бот. сада, вып. 3—4 (1919). — 8. Гроссгейм А. А. Флора Талыша. Тифлис (1926). — 9. Клеопов Ю. Д. До історії рослинного вкритте України. Всеукр. Академія наук. Труди Природно-технічного відд. 1—2, № 10 (1930). „Четвертинний період", вып. 1—2. — 10. Коржинский. Растительность России. Словарь Брокгауза и Ефрона, т. 54 (1899). — 11. Криштофович А. Н. Курс палеоботаники. Геогразведиздат (1933). — 12. Криштофович А. Н. Новые находки молодой третичной и послетретичной флоры в южн. России. Зап. Новор. о-ва ест., XXXIV (1914). — 13. Криштофович А. Н. Следы произрастания дуба в Киргизской степи Тургайской области. Изв. Акад. наук, сер. 6., IX, № 10. (1915). — 14. Кузнецов Н. И. Рецензия на статью Палибина И. В. „*Q macranthera* и т. д.". Тр. Бот. сада Юрьевск. ун-та, VIII (1908). — 15. Кузнецов Н. И. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Записки Акад. наук, VIII сер., XXIV, № 1 (1909). — 16. Литвинов Д. И. Киргизское предание о произрастании дуба в Акмолинской области. Тр. Бот. музея Акад. наук, вып. 2 (1905). — 17 Медведев Я. С. Деревья и кустарники Кавказа. Изд. 1 (1883); изд. 3 (1919), Тифлис. — 18. Медведев Я. С. Дубы Кавказа. Вестн. Тифл. бот. сада. вып. 11 (1908). — 19 Палибин И. В. *Q. macranthera* F. et M. как ископаемая форма для западного Закавказья. Изв. Акад. наук., V сер., XXIV, № 4—5 (1906). — 20. Рейнгардт А. Л. Подразделение четвертичного ледникового периода в Альпах и на Кавказе по новым данным. Изв. Гос. геогр. о-ва, XIII, вып. 2—3 (1931).— 21. Синская Е. Н. Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов. Ботан. журнал СССР № 5 и 6 (1933).—22. Стефанов Б. Вѣрху систематическатѣ отношения на дубоветѣ от секцияти *Robur* (Spach.) Loud. Годишник на Софийская университет V Агрономолесовчедски факультет, VII (1929—1930). — 23. Шмидт В. Э. Мимикрия каштанолистного дуба. Журнал „Субтропики" № 3 (1931).— 24. Ярошенко Г. Д. Сосна и дуб Армении. Серия научн. изд. НКЗ ССР Армении

№ 4, Эривань (1929). — 25. B o i s s i e r E. Flora orientalis, IV, 1875—9. — 26. B o r n m ü l l e r K. Ein Beitrag zur Eichenflora des südöstlichen Europa. Bot. Centralbl. XXXVII, № 5 (1889). — 27. B r a u n - B l a n q u e t J. L'origine et le developement des flores dans le Massif Central de France. Paris—Zürich (1923). — 28. B r e n n e r W. Klima und Blatt bei der Gattung *Quercus*. Flora, 91 (1902). — 29. B r e n n e r W. Zur Entwicklungsgeschiche der Gattung *Quercus*. Ibidem. — 30. C a n d o l l e de Alph. Étude sur l' espéce à l'occasion d'une revision de la famille des Cupulifèies. Ann. Sc. Natur. Botan., 4 Ser., 18. (1862). — 31. C a n d o l l e de Alph. Note sur un nouveau caractère observé dans le fruit des chênes et sur la meilleure division à adopter pour le genre *Quercus*. Ibidem. — 32. C a n d o l l e de Alph. Prodromus systematis natuialis Regni vegetabilis XVI, 2 (1864). — 33. D e p a p é G. Notes sur quelques chênes miocènes et pliocènes de la vallée du Rhône, Rev. Gén. du Botan XXIV (1912). — 34. D e p a p é G. Recherches sur la Elore pliocène der la vallée du Rhône. Ann. Sc. Nat. Botanique, 19 Ser., IV (1922). — 35. E l w e s and H e n r y. The Trees of Great Britain and Ireland. V (1910). — 36. E n d l i c h e r. Genera plantarum. Suppl. IV (1847). — 37. E t t i n g h a u s e n C. Ueber die Nervatur der Blätter bei der Gattung *Quercus* mit besonderer Berücksichtigung ihrer vorweltlichen Arten. Akad. Wiss. Wien. Denkschr, 2, XIII (1856).—38 E t t i n g h a u s e n C. u. K r a s a n Fr. Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Pflanzen auf paläontologischer Grundlage. Ibidem, LVII (1890). —39. F r e y n. Plantae novae orientales. Bull. de l'Herb. Boissier, II ser., 2 (1902). —40. G a m s H. Beiträge zur Geschichte der *Q. sessiliflora* Sal. Genetica 6 (1925). — 41. G a y J. Notice sur une nouvelle espèce des chênes français, sur les caractères qui la distinguent et sur la classification des chênes en général. Ann. des Sc. Natur., IV ser., VI (1856). —42 H a y e k. Prodromus Florae Peninsulae Balcanicae. Fedde Repert. Sp. novar. Regni Veg. Beiheft 30.— 43. H e e r O. Flora fossilis arctica. Zürich (1863—1883). —44. H i c k e l. Graines et plantules des Angiospermes. Bull. de la Soc. Dendr. de France (1912). — 45. H i c k e l. Dendrologie forestière. Paris — Versailles (1930). — 46. H o h e n a c k e r. Enumeratio plantarum quas in itinere per prov. Talysch collegit. Bull. de la Soc. des Natur. de Moscou, XI, (1838). — 47. K e r n E. E. Die Eichenarten Transkaukasiens. Mitt. d. Deutsch. Dendrol. Ges. (1933). —48. K l e o p o w J. Ueber das Alter der Relikte der Ukraine im Konnex mit den Sukzessionen ihrer Vegetation im Laufe der Quartärzeit. Ukrain. Akad. d. Wissensch. Quartärkomm. Die Quartärperiode. Lief. 4 (1932). —49. K o c h K. Beiträge zu einer Flora des Orients. Linnaea, 22 (1849). — 50. K o t s c h y. Die Eichen Europas und des Orients. Wien u. Olmütz (1862). —51. K r a s a n F. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der mitteleuropäischen Eichenformen. Engler's Bot. Jahrb VII (1886). —52. K r a s a n F. Zur Geschichte der Formentwicklung der Roburoiden Eichen. Ibidem, VIII (1887). —53. L ä m m e r m a y r L. Die Entwicklung der Buchenassoziation seit dem Tertiär. Fedde Repert. spec. nov. Regni veget. Beiheft XXIV (1923). — 54. L a p i e G. et M a i g e A. Flore forestière illustrée de l'Algérie. Paris—55. L a u r e n t L. Flore pliocène des cinerites du Pas de la Mongado et de St. Vincent la Salic (Cantal). Ann. de Mus. d'Hist. Nat. de Marseilles, IX (1924—1925). —56. L a u r e n t L. et M a r t y P. Flore pliocène des Argilles du Rever et des gisements synchroniques voisines. Meded. vans Rijks Geol. Dienst. Ser. B. (1923). —57. L a w r e n k o E. M. Ueber die Entwicklungszentren der Flora der Ukraine und das Alter des ukrainischen Endemismus. Ukr. Akademie der Wissenschaften „Die Quartärperiode" Lief. 4 (1932) —58. M o s s C. E. British oaks. Journal of Botany, 48, 1 (1910). —59. M e y e r C. A. Verzeichnis der Pflanzen etc. St. Petersbourg (1831). — 60. O e r s t e d A. G. Recherches sur la classification des chênes. Extrait des mémoires de la Soc. d'Hist Nat. de Copenhague (1867). —61. O e r s t e d A. G. Bidrag til Kundskab om Egefamilien. Köbenhavn (1871). — 62. O e r s t e d A. G. Aperçu sur la classification des chênes in Liebman F. M. Chênes de l'Amérique tropicale (1868). —63. P a l i b i n. J. W. Contribution à l' histoire de la Flore de la Transcaucasie occidentale. Bull. de l'Herb. Boiss., 2 Ser., VIII (1908). —64. P e r e i r a C. A. X. Os *Quercus* de Portugal. Bolet da Socied. Broteriana VI (1888). —65. P r a n t l. *Quercus* in Engler u. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien III, 1, 51 (1893). — 66. R e h d e r. Manual of cultivated trees and shrubs. N. York. The Macmillan Co. (1927).— 67. S a p o r t a G. Prèliminations d'une étude des chênes europeens vivants et fossiles comparés. Acad. des Sc. Paris. Comptes Rendues. LXXXIV (1877).— 68. S a p o r t a G. Die Pflanzenwelt vor dem Erscheinen des Menschen. Braunschweig (1881).— 69. S a p o r t a G. Origine paléontologique des arbres. Paris (1888). — 70. S a p o r t a G. Revue des travaux de paléontologie végétale. Rev. Gen. de Botanique, 5 (1893). — 71. S a p o r t a G. Sur les rapports de l'ancienne flore avec celle de la region provençale actuelle. Bull. de la Soc. Bot. de France, 40 (1893). — 72. S c h n e i d e r C. K. Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde- B. 1, Iena (1906). — 73. S c h o t t k y E. Die Eichen des extratropischen Ostasiens und ihre Pflanzengeographische Bedeutung. Engler's Bot. Jahrb. 47 (1912). — 74. S p a c h. Histoire naturelle des végétaux phanerogames, XI (1842). — 75. S t e f a n o f f. Ueber einige rezente und fossile Eichenarten Bulgariens. Mitt. d. Botan. Gesellschaft Bulgariens, II (1928). — 76. S t e v e n Ch. Verzeichniss der auf der Taurischen Halbinsel wildwachsenden Pflanzen. Bull. de la Soc. des Natur de Mosc., XXX (1857). — 77. S t o j a n o f f N. Versuch einer Analyse des relikten Elements in der Flora der Balkanhalbinsel. Engler's Bot. Jahrb.

LXIII, 5. — 78. Stojanoff N. Kritische Studien und kleine Mitteilungen aus dem Herbar des Königlichen Naturhistorischen Museums in Sofia. Mitt. d. K. Naturwissensch. Instituten in Sofia, II (1929). — 79. Stojanoff N. u. Stefanoff. Beiträge zur Kentniss der Pliozenflora der Ebene von Sofia. Списък на Балгарско Гиологично Дружество. София. (1929). —80. Szaper. Les plantes tertiaires montagnardes sur la chaine Scytique dans le refuge de Podolie et de Volynie. Acta Soc. Botan. Poloniae, 1 (1923). — 81. Trabut L. Sur les variations du *Q. Mirbeckii* Dur. en Algèrie. Revue Gén. de Botan. IV (1892). — 82. Trautvetter E. R. Enumeratio plantarum anno 1871 a D-re G. Radde in Armenia Rossica et Turciae districtu Kars lectarum. Acta Horti Petr. II (1873). — 83. Ulbrich E. Die Flaum-Eiche *Q. lanuginosa* Lam. (*Q. pubescens* Willd) als neuer Waldbaum Norddeutschlands und ihre Nomenklatur. Mitt. d. Deutsch. Dendr. Gesellschaft (1924). — 84. Wenzig Th. Die Eichen. Europas, Nordasiens und des Orients. Jahrb. d. K. Bot. Gartens und des Bot. Muzeums zu Berlin, IV (1886). —85. Zittel. Handbuch der Palaeontologie V Abt. A. Schenk. Palaeophytologie. München u. Leipzig (1890).

V. P. MALEEV

A review of the Caucasian oaks as to their taxonomic and geographic relations in connection with the evolution of the group Robur

Summary

The Caucasus possesses 17 species of oaks, among which only three, *Q. robur*, *Q. sessiliflora* Sal. and *Q. lanuginosa* Lam. have a wide area, while the remaining 14 are entirely endemic or nearly so to the Caucasus in so far as their areas extend only into the adjoining regions of the nearer East. The review of the Caucasian oaks is preceded by a general survey of the systematics of the genus *Quercus* L. within the limits of the groups *Cerris* and *Lepidobalanus*. At the present time these groups cannot be sharply separated and considered as two lines of development of the genus unconnected with each other, equivalent to the North-American Erythrobalani, which taxonomically finds its expression in their raising to the rank of subgenera since Oersted. These two groups must be approached to each other since the great similarity of the more ancient representatives (species of the group *Suber* and on the other hand *Ilex*) and the great divergence in the characters of the terminal and most evolutionized representatives of both subgenera are pointing in this direction. Moreover, as the investigations chiefly of Stefanoff show, there exist forms intermediate between these two groups, such as *Q. macranthera* F. et M. and the group of species of *Q. Mirbeckii* Dur., *Q. Tozza* Bosc. and *Q. contorta* Kit., which he separated into the sections *Macrantherae* and *Confertae* respectively. In accordance with this in the present paper *Lepidobalanus* is considered as a single subgenus equivalent to *Erythrobalanus* and *Cyclobalanopsis* (if the latter is not separated into a genus to itself) and divided into two large sections representing two main lines in the evolution of the subgenus — *Cerris* and *Eulepidobalanus*. On a level with them are placed the section *Cerridopsis* (s. latin diagnoses) uniting the subsection *Macrantherae* and *Confertae* and the section *Dentatae*. Section *Cerris* is represented in the Caucasus by one species only *Q. castaneaefolia* C. A. M. This is an ancient tertiary relict of the mesophile Mediterranean vegetation; the nearest related to it is *Q. afares* Pommel from the mountains of Alger. Out of the section *Cerridopsis* in the eastern part of Transcaucasia *Q. macranthera* F. et M. has a wide destribution. The rest of the Caucasian oaks belong to the section *Eulepidobalanus*, in the first place two species of the subsection *Galliferae* with a very restricted area in the southern part of Transcaucasia — *Q. araxina* Grossh.

and *Q. dschorochensis* Koch; further on the typical relict *Q. pontica* Koch which is singled out into a separate subsection *Ponticae* representing a side branch of the main line of evolution of the *Eulepidobalanus*. The subsection *Robur* is represented in the Caucasus by 12 species, among which only *Q. Kozlowskii* Woron. is known from a very scanty material and inadequantly studied. The Caucasian representatives of the subsection *Robur* are of interest in that along with such very primitive representatives of the subsection as *Q. Hartwissiana* Stev., *Q. iberica* Stev. there are met with species like *Q. imeretina* Stev. and *Q. pedunculiflora* Koch, representing a later stage in the evolution of this group. The comparative study of the most primitive species of this subsection to which belong *Q. Hartwissiana* and *Q. iberica*, as well as the analysis of the paleontological data allow of establishing the ancient division of the Roburoids, dating apparently as far back as the Paleogene, into two lines of evolution: *Pedunculatae* and *Sessiliflorae*, whose common ancestor is the complex of fossil forms, which may be comprised under the name of *Q. roburoides* Ber. The evolution of both of these lines proceeded independently of each other, but approximately in the same direction of an increased dissection of the leaves and more complicated nervation. The most primitive of the recent *Pedunculatae* are united into the series of *Hartwissianae* with three species: *Q. Hartwissiana* Stev., *Q. armeniaca* Kotschy and *Q. stranjensis* Turill., though closely related with but undoubtedly differing from each other. Further on there are in this line two branches a xerophytic one in Asia-Minor (*Haas* series) with *Q. Haas* Kotschy, *Q. kurdica* Wenzig and the Transcaucasian *Q. erucaefolia* Stev. and *Q. longipes* Stev. which migrated to the Caucasus from the south-west, and a mesophile (series *Euroburae*) European branch, whose typical representative *Q. robur* came to the Caucasus from the north-west probably during the Riss-Würm period, and there gave rise to two endemic forms *Q. imeretina* and *Q. pedunculiflora* Koch. The latter one is not identical with the oak of the Balcan Peninsula often referred to by the same name. As to the line *Sessiliflora* a wide destribution belongs to *Q. iberica* Stev., which has formed here two local races *Q. hypochrysa* Stev. and *Q. longifolia* Koch. The derived series *Eusessiles* (which perhaps ought to be devided into two) in the Caucasus is represented only by two widely distributed species *Q. sessiliflora* Sal. and *Q. lanuginosa* Lam., which penetrated into the Caucasus from the west and did not produce there any endemic derivatives.

РЕФЕРАТЫ

Watari Shungi. Anatomical Studies on some Leguminous Leaves with Special Reference to the Vascular System in Petioles and Rachises. Journal of the Faculty of Science Imperial University of Tokyo. Sect. III, Botany, vol. IV, Part. 3, 1934, 225—365.

(Ватари Шунги. Анатомическое изучение листьев некоторых бобовых с описанием сосудистой системы черешков и стержней).

Черешок и стержень листа двудольных неоднократно изучался рядом исследователей. Однако сосудистая система была затронута лишь немногими исследователями, которые к тому же обращали больше внимания на топографию пучков в одном или нескольких поперечных срезах в том или ином районе листа.

Работа Ватари (Watari) представляет собою обширное исследование в области анатомии проводящей системы листа, главным образом черешка у большого числа видов бобовых. Такое изучение тем более интересно, что в пределах этого семейства можно ожидать различные вариации сосудистой системы при наличии различных типов листьев.

Автор дает обзор основной литературы начиная с Грю (Grew, 1682) и кончая последними исследованиями Синнота (Sinnot, 1914) в области узловой анатомии и Винтера (Winter, 1932), описавшим листовые следы и сосудистую систему в черешках *Medicago sativa*.

Все исследования автор проводит на последовательных, серийных, поперечных срезах, применяя для этой цели метод агара, разработанный Грэвисом (Gravis, 1889—1897).

Всего было исследовано 133 вида, принадлежащих к подсемействам *Mimosoideae*, *Caesalpinioideae* и *Papilionatae* сем. *Leguminosae*. Наибольшее число видов (96) падает на подсем. *Papilionatae*.

Характер внедрения листовых следов и число образующихся для их внедрения щелей положены автором в основу изучения сосудистой системы. В пределах данного семейства встречаются три типа листовых щелей: однолакунный, трехлакунный и многолакунный, типы, в свое время описанные Синнотом при установлении систематических и филогенетических взаимоотношений среди *Angiospermae* (покрытосемянных).

Все исследованные виды *Mimosoidae* имеют трехлакунный тип узла. Такой же тип имеют почти все виды и других двух подсемейств. Однолакунный тип встречается у нескольких близко-родственных родов *Papilionatae*, в то время как многолакунный тип появляется в роду далеко отстоящем, в систематической группе среди *Caesalpinioidae* и *Papilionatae*. Автор у большинства видов наблюдал 5 щелей, но иногда встречал 7 и 9 листовых щелей в узле. Среди исследованных видов автором найден постепенный переход от трехлакунного к многолакунному типу.

Следы, идущие от прилистника, соединяются с боковыми листовыми следами. Когда листовой след имеет форму открытой арки на поперечном разрезе, то следы прилистника получаются во многих случаях с внешнего конца такой арки, а когда листовой след имеет форму глубокозагнутой дуги или колечка, то они обычно выходят из части более или менее удаленной от наружного края листового следа.

При исследовании сосудистой системы в базальной и тонких частях черешка автор описывает три типа.

Первый, наиболее простой тип тот, когда черешок имеет один листовой след.

Второй тип — когда листовые следы более или менее удалены друг от друга, будучи в базальной части соединены своими ответвлениями различными путями. Этот тип широко распространен среди травянистых видов, у которых отсутствует подушечка у основания черешка. По характеру соединения листовых следов у основания черешка автор разделяет этот тип на 7 подтипов.

Третий тип представляет собою те случаи, когда листовые следы у основания черешка бывают слиты в непрерывную дугу или кольцо. Виды, относящи ся к этой категории, характеризуются главным образом наличием более или менее выраженной подушечки. В свою очередь этот тип автор подразделяет на ряд подтипов.

Далее приводятся данные анатомической характеристики сосудистых пучков в гранях черешка и в районе перехода их к стеблю, а также у вершины черешка различных типов листа.

В конце работы автор приводит суммарную таблицу некоторых морфологических и анатомических черт строения у всех исследованных видов.

М. Яковлев (Детское Село)

Duerden H. On the occurence of vessels *Selaginella*. Annals of Botany, vol. XLVIII, CXC 1934, 459—467.
(Дюерден Г. О наличии сосудов у *Selaginella*).

В 1894 г. Гарвей Гибсон (Harvey Gibson) доказал, что в роде *Selaginella* трахеидальный характер ксилемы является правилом. Однако у двух видов *S. rupestris* Spring. и *S. oregana* Eaton, представляющих собою весьма близкие формы, им обнаружено, что метаксилема состоит частично из настоящих сосудов (scalar form vessels).

В настоящей статье автор приводит результаты исследования характера ксилемных элементов не только у гомофильных форм (homophyllous form), но также и у гетерофильных (heterophyllous) представителей рода *Selaginella*.

Работа проводилась над гербарными экземплярами, которые были вполне пригодны для исследования после обработки их по методу, описанному Мак Лином (Mc Lean, 1921).

Прежде всего была взята *S. oregana* Eaton. Поперечные срезы этой формы показали следы срединной пластинки, а на продольных срезах были обнаружены перегородки замыкающих пор на боковых стенках элементов. Поперечные стенки полностью продырявлены, давая возможность элементам сообщаться вертикально. Между боковыми и первоначальными поперечными стенками имелся очень небольшой наклон; последние ориентированы по отношению к первым почти под прямым углом. Исследование показало, что ксилемные элементы у *S. oregana* состоят большею частью из настоящих сосудов пористого типа. Встречаются также и трахеиды, но последние чрезвычайно редки.

К этому же типу строения относится ксилема следующих форм: *S. rupestris* Spring., *S. eremophila* Maxon, *S. densa* Rydb., *S. Underwoodi* Hieron., *S. arisonica* Maxon, *S. Hanseni* Hieron. и *S. Bigelowii* Underw., у которых ксилема состоит большею частью из настоящих сосудов, хотя встречаются также и заостренные трахеиды.

Далее автор приводит описание переходного типа *S. rapinicola* Underw., у которого настоящие сосуды встречаются редко, ксилема большею частью состоит из заостренных трахеид, а также из трахеид с закругленными концами.

Наконец у *S. spinosa* P. B. ксилема целиком трахеидальна по своему характеру, то есть состоит из одних трахеид.

Все указанные виды представляют собою гомофильные формы (homophyllous forms).

В противоположность этим формам гетерофильные виды (heterophyllous species) *S. chrysorhizos* Spring., *S. chrysocaulos* Spring., *S. pallidissima* Spring., *S. Victoriae* Moore и *S. grandis* Moore имеют ксилему целиком трахеидального типа. Элементы ксилемы каждого из этих видов состоят целиком из заостренных трахеид. Пористость метаксилемных стенок одинакового типа у *S. chrysorhtzos*, *S. chrysocaulos* и *S. Victoriae*.

Как правило здесь наблюдается сетчатая пористость, но некоторые из более крупных трахеид имели 2—4 ряда пор в виде узких полосок на более широких стенках. У *S. pallidissima* и *S. grandis* основным типом является сетчатая пористость, но встречаются также 2—4 ряда небольших овальных пор.

В отношении *S. spinosa* автор присоединяется к взглядам Гибсона, который указывал, что анатомия стебля данного вида отличается от близких видов этого рода и не показывает следов близкого родства с такими типами, как *S. rupestris* и *S. oregana*, куда его относят систематики. Характер ксилемных элементов *S. spinosa* резко отличается от прочих гомофильных форм.

Автор высказывает предположение, что то или иное положение ориентации поперечных стенок в ксилемных элементах содействует образованию сосудов у сосудистых тайнобрачных (cryptogamous). В тех случаях, когда поперечные и боковые стенки ксилемных элементов находятся не под острым углом, мы вправе ожидать образования настоящих сосудов. *М. Яковлев* (Детское Село)

Warning W. C. Anatomy of the Vegetative Organs of the Parsnip. The Bot. Gazette, v. 26, № 1, 1934, 44—73.

(Уорнинг В. И. Анатомия вегетативных органов пастернака).

Данная работа представляет собою весьма подробное описание анатомического строения вегетативных органов пастернака.

Материалом для исследования послужили сеянцы, а также взрослые растения, выращенные в саду Чикагского университета из семян, известных под названием Hollow crown.

Помимо нормальной анатомии главного корня, стебля и листьев взрослого растения автор дает в онтогенезе представление о строении первичного корня, гипокотиля и других органов молодого растения.

По данным автора масляные каналы встречаются во всех органах пастернака. В корнях они диференцируются в перицикле и первичной флоэме. Их возникновение схизогенно по происхождению. В листе например они развиваются тогда, когда ткань еще находится в меристематической стадии. Обычно четыре клетки, которые расположены около одной точки, бывают густо наполнены протоплазматическим содержимым. Между клетками образуется трещина, вначале крошечная, но затем увеличивается в размере и вскоре разделяет эти клетки в центральной точке, образуя небольшой канал с четырьмя окружающими клетками, функционирующими в качестве эпителиальных клеток. По мере деления последних канал увеличивается. Масляные каналы располагаются в районе сосудо-волокнистых пучков. Так, в районе у центрального пучка наблюдается четыре канала, а у остальных пучков по два.

Наиболее подробно автор описывает онтогенез листа и характер изменения сосудистой системы в черешках.

Расположение пучков в черешках сильно изменяется по мере продвижения их от листа к основанию черешка. При этом происходят изменения в величине и сравнительном положении самих тканей пучка, в результате чего образуются различные типы пучков. Так, довольно часто встречаются биколлатеральные формы. Затем образуются амфикрибральные типы путем соединения от 3 до 8 пучков, и наконец автор отмечает наличие амфивазальных типов, которые бывают довольно редко.

Можно легко спутать сложные коллатеральные пучки с простыми. Отличить их можно лишь по большему числу прилегающих к ним каналов, а также по характеру расположения тканей в пучках.

Определить число пучков в черешке довольно трудно. Листовые следы увеличиваются в числе с увеличением размера черешка, будучи 5 у первого листа и примерно 50 у больших листьев.

Цветочная ось диференцируется в течение первого года, но существует в виде меристемы до второй весны. Эпидермис, коровая паренхима и колленхима не отличаются в основном от черешка. Одревеснение цветочной оси начинается по мере созревания плодов.

В корне и гипокотиле вторичный рост начинается с увеличением первых листьев или спустя 7 дней после появления всходов и происходит обычным путем.

М. Яковлев (Детское Село)

Steidtmann W. E. Cordaitean wood from the Pennsylvanian of Kansas. American Journal of Botany, vol. 21, № 7, 1934, 336—402.

(Штейдтман В. Е. Древесина *Cordaitae* из Пенсильванского Канзаса).

Автором были исследованы два образца из окаменелой древесины из Канзаса: *Dadoxylon douglasense* sp. nov. и *Cordaites materiarium* Dawson.

Обугленная древесина типа *Dadoxylon* сравнительно проста по структуре по сравнению с современными голосемянными. Здесь могут быть кольца роста, однако они никогда не бывают того типа, который дает широкую летнюю древесину. Смоляные ходы отсутствуют. Древесные лучи обычно узки, различны по высоте и никогда не сливаются. Древесина может быть охарактеризована как простая и компактная по природе.

В работе дано весьма детальное описание анатомического строения этих образцов с указанием расположения и размера составляющих их элементов.

М. Яковлев (Детское Село)

Woodhead N. Studies in Growth and Differentiation. V. Histological and Metabolic Changes during Wound-Healing in *Kleinia articulata* Haw. Annals of Botany, vol. XLVIII, CXC, 1934, 567—481.

(Вудхэд Н. Изучение роста и диференциации. V. Гистологические и метаболические измемения во время заживания раны у *Kleinia articulata* Haw.).

Изучение характера заживания ран у поврежденных тканей растений производилось главным образом на клубнях картофеля и батата. Рядом авторов установлены три основные стадии в этом процессе: 1) предварительная закупорка раневой поверхности жироподобными отложениями при свободном доступе кислорода воздуха, 2) образование феллогена под этим слоем и его деление для отложения пробковых клеток. и 3) суберинизация образовавшихся пробковых клеток. Известно, что суберинизация проходит быстрее во влажной атмосфере, как это имеет место например у поврежденных клубней картофеля.

Заживание ран у сочных растений сравнительно мало исследовано. В этом отношении реферируемая работа представляет одну из немногих работ, где проведено исследование процесса заживания раневых поверхностей стеблей на примере *Kleinia articulata* Haw. Помимо описания стадий, ведущих к постоянному образованию раневой пробки, автор приводит данные микрохимического анализа о распространении некоторых органических и неорганических веществ близ раневой поверхности. Все исследования проводились над экспериментальным материалом трех серий. В первой серии использовались растения, у которых стебли срезались, а нижняя часть в виде срезанного пенька оставлялась для заживания. Во второй серии брались свежие черенки отрезков стеблей, при этом нижняя раневая поверхность зарывалась в песок, а верхняя оставалась открытой. Серия 3 представляла собою несколько измененный вариант второй серии.

Срезы делались под прямым углом к раневой поверхности и просматривались без предварительной фиксации, так как одновременно с анотомическим изучением проделывался ряд микрохимических реакций по определению:

кальция путем осаждения с алкогольным раствором щавелевой кислоты
калия . . . . хлористой платины.
Щавелевой кислоты путем осаждения с сернокислым стронцием.
Магния . . . . кислой натро-аммонийно-фосфорной солью.
Фосфора . . . . с молибденовокислым аммонием.
Инулина . . . . с крепким алкоголем.

Анатомическое изучение раневой поверхности показало, что последняя во всех случаях сразу же после повреждения покрывалась соком, выделяемым из клеток поврежденной паренхимы. Раневая поверхность остается влажной и блестящей в течение нескольких часов. После 24 часов поверхность коры и сердцевины становится вогнутой благодаря разрушению поврежденных клеток. После 48 часов наружная раневая поверхность становится сухой, а 2—3 слоя нижележащих клеток пропитываются жировыми кислотами (fatty acids). К концу недели пропитывание жирными кислотами поверхностных слоев раневой поверхности прекращается и таким образом создается закупорка раневой поверхности в виде кожицы с блестящей поверхностью. Одновременно с этим процессом идет образование и феллогена.

На второй неделе после повреждения феллоген образует один слой пробки, который только слегка окрашивается от Nilblue sulphate. В дальнейшем число неопробковевших клеток может достигать от 5 до 10 слоев.

Артшвагер (Artschwager) отмечает, что только-что образовавшаяся перидерма у картофеля не дает характерной субериновой окраски с аммиачным раствором генцианвиолет. Герклo (Herklots) указывает, что после закупорки раны феллоген наиболее активен в кислой среде, но суберинизация образовавшихся пробковых клеток происходит лишь после того, как ткань переходит в нейтральную или щелочную среду.

Примерно на 18-й день поверхность сердцевины начинает утрачивать свой чашеобразный вид. К этому времени бывает хорошо заметна феллодерма. Зачастую в феллогене и феллодерме в течение нескольких дней наблюдается антоциан.

В дальнейшем наиболее существенным моментом при заживании раневых поверхностей автор считает процесс „колленхиматизации“ 2—3 слоев клеток феллодермы, где начинают встречаться кристаллы оксалата кальция. Эта ткань напоминает гиподермальную колленхиму зрелого стебля.

Изменения в минеральном содержании были прослежены путем микрохимических реакций в тканях под поврежденной поверхностью. Оказалось, что в результате ранения происходит быстрое удаление кальция и фосфора из тканей растения в противоположность калию, который показывает лишь следы истощения. Калий вскоре восстанавливает прежнее содержание и распределение на протяжении новых клеток перидермы. Автору не удалось обнаружить свободного фосфора и кальция в феллогене.

М. Яковлев (Детское Село)

Albada V. C. The Strukture and development of the cell wall in plants I. Bast fibers of *Boehmeria* and *Linum*. American Journal of Botany, vol. 14, 1927, 16—24.

(Албада В. Ц. Структура и развитие клеточной стенки у растений 1. Лубяные волокна *Boehmeria* и *Linum*).

Расхождение во взглядах относительно длины лубяных волокон и характера утолщения их оболочек в процессе роста послужили автору основанием для длительного исследования двух видов лубоволокнистых растений: рами и льна.

В процессе мацерации 5% КОН удается, по утверждению автора, получить почти без повреждения волокна. Длина волокон, выделенных таким образом, для пяти самых длинных клеток рами была равна 400, 500, 520, 540 и 550 *мм* Поскольку трудности выделения волокна возрастают по мере увеличения длины клеток, цифры автора, возможно, не дают максимальной длины лубяных волокон у *Boehmeria nivea*.

Существующие представления о том, что „клетки, достигшие конечного размера, начинают утолщать клеточную стенку", а следовательно „склеренхимные волокна образуются после прекращения роста в длину", ставятся автором под сомнение.

Путем осторожной мацерации автору удалось выделить молодые клетки лубяных волокон. Ни в одном случае не было найдено, чтобы волокна длиной более 40 *мм* имели равномерную и неутолщенную оболочку. Верхняя часть каждого волокна заполнена исключительно тонкой стекловидной оболочкой, которая реагирует на окраску также, как и протоплазма. Нижняя же часть снабжена заметно утолщенной клеточной оболочкой. Таким образом процесс роста клетки (волокна) в длину и диференциация клеточной стенки происходят одновременно в лубяных волокнах рами. К тому же выводу приходит автор при исследовании волокон льна.

Изучение волокон в различных стадиях роста и диференциация клеточной стенки показывают, что этот процесс связан с образованием ряда тонких стекловидных оболочек (мембран). Этот процесс автор представляет таким образом, что молодые волокна в начале своего развития имеют одну лишь оболочку. При дальнейшем росте образуется внутренняя вторичная стекловидная оболочка. Она возникает как внутренний вырост в базальной части первичной оболочки и растет вверх. Когда вторичная оболочка достигнет значительного роста в вышину, у ее основания возникает третичная оболочка, и так далее. Возникшие таким образом оболочки растут вверх по направлению к вершине клетки, а их базальные части переходят в тонкий слой клеточной оболочки. Процесс образования клеточной стенки, по автору, можно представить как серию последовательно образующихся открытых трубчатых оболочек внутри удлиняющейся закрытой трубчатой оболочки.

Когда волокно закончит свой рост в длину, трубчатые оболочки продолжают расти вверх и достигают вершины клетки с последовательными промежутками. Те части последовательно образующихся трубчатых оболочек, которые находятся в прямом контакте с протоплазмой, являются тонкими и стекловидными, но процесс трансформации (превращения) и утолщения происходит в той части оболочки, которая не связана непосредственно с протоплазмой, а отделена от нее одним или несколькими слоями. Явления образования клеточной стенки в лубяных волокнах рами и льна, — говорит автор, — нельзя рассматривать исключительно на основе теории аппозиции и интуссесепции. Однако автор считает, что наличие утолщения последовательных оболочек после отделения их от протоплазмы все же наводит на мысль о процессе интуссесепции. *М. Яковлев* (Детское Село)

Mc. Nair, James B. The evolutionary status of plant families in relation to some chemical properties. Amer. Journ. of Botany, 1934, vol. 21, pp. 427—452.

(Мак-Нэр. Эволюционное положение растительных семейств в связи с некоторыми химическими свойствами).

В своей работе Мак-Нэр делает попытку найти более или менее правильное соотношение между степенью эволюции растительного семейства, т. е. его систематическим положением, и степенью сложности производимых им химических продуктов.

Найдя 318 жиров, 232 смолы, 938 эфирных масел и 299 алкалоидов соответственно в 83, 84, 87 и 57 растительных семействах, автор показывает на ряде таблиц и диаграмм, что растительные семейства, содержащие эти вещества и разделенные на группы по климату обитания, различаются химическими и физическими свойствами этих веществ в соответствии со степенью своей эволюции: чем выше организовано растение, тем более сложными являются его химические продукты.

Растительные семейства, подвергавшиеся химическому анализу, автор делит на следующие климатические группы: тропическую, тропико-субтропическую, субтропическую, субтропическо-умеренную, умеренную и группу широко распространенных семейств. В каждой из этих групп свойства химических продуктов семейств могут, по предположению автора, служить показателем относительной степени их эволюции.

По исследованиям Мак-Нэра оказывается, что определенные глицериды (жиры),

эфирные масла и алкалоиды являются специфичными для семейства, рода и даже для вида. Чем выше стоит семейство в систематическом отношении, тем более высоким молекулярным весом обладают производимые им алкалоиды; глицериды обладают более высоким иодным числом и более низкими точками плавления; эфирные масла обладают более высоким удельным весом и более низким показателем преломления света.

Теплота сгорания кислот и спиртов, содержащихся в тропических эфирных маслах, возрастает с более высоким положением семейства в системе растений и согласуется с возрастанием удельных весов и понижением показателей преломления света эфирных масел.

Свои исследования автор произвел главным образом над тропическими семействами и отчасти над семействами умеренного климата, но он полагает, что подмеченная им закономерность должна быть справедлива и для всех других климатических групп. Закономерность же эта, как указано выше, заключается в том, что более высоко организованные растения производят и более сложно организованные химические продукты, т. е. следовательно существует определенная связь между положением растения в системе и его химизмом. *Г. В. Домрачев*

Иванов С. Л. Опыт реставрации химических особенностей растительного покрова прошлых геологических эпох на основе современной фитохими. Проблемы физической географии, I, Ленинград, изд. Академии наук СССР, 1934, стр. 113—142.

Автор в своей статье затрагивает весьма интересный вопрос об эволюции растительного химизма, вопрос, имеющий как теоретическое, так и практическое значение. Проникновение в ход развития растительного химизма в течение прошлых геологических эпох дает ключ к познанию того, какое растительное сырье послужило к образованию органических ископаемых (сапропелей, углей, нефти и др.), а также дает ключ и к переработке этих веществ, что в настоящее время пытаются производить, перерабатывая, например, углеводороды нефти в жирные кислоты и, наоборот, — жирные кислоты в углеводороды.

Исходя из того соображения, что все вещества, которые мы находим в растениях нашей эпохи, образовались из прежних и представляют лишь новую более сложную форму их, автор предвидит возможность реставрации исчезнувшего растительного химизма, конечно далеко не в полном виде, но хотя бы только в отношении основных типов органических веществ. Автор учитывает трудности этой реставрации, так как многие из биохимических процессов и химических продуктов бесследно исчезли с лица земли и химические процессы у современных тайнобрачных крайне слабо изучены, и посвящает свою статью установлению общих принципов, при помощи которых становится возможной реставрация химических особенностей растительного покрова прошлых геологических эпох на основе современной фитохимии. Такими принципами являются следующие: 1) связь между современной флорой и флорой прошлых эпох; 2) связь между положением растения в системе и его химизмом; 3) связь между климатами и растительным химизмом и 4) как следствие из них, — изменение химизма растений, происходящее в течение геологических эпох.

Принимая учение фитопалеонтологии о том, что многие из представителей современной флоры были представлены в прежние эпохи, а некоторые и в очень древние периоды мезозоя и даже палеозоя, принимая эволюционное происхождение растительного мира, необходимо принять и эволюционное происхождение современных химических веществ растений, так как наряду с преемственностью форм существует и преемственность химических процессов и химических продуктов.

Родство растений, по мнению автора, обусловливается наличием у них многих веществ одинаковой химической природы. Вместе с эволюцией морфологических признаков растения (т. е. с эволюцией форм) происходит и эволюция веществ. Следовательно присутствие в растении тех или иных химических продуктов не случайно: они образуются в известном закономерном порядке под влиянием тех самых факторов, которые мы считаем причиной эволюции растительных форм.

Подобно тому как морфологические признаки, возникшие в процессе эволюции, передаются по наследству, так и способность создавать известные химические продукты (углеводы, жиры, белки, эфирные масла, глюкозиды, алкалоиды и т. д.) передается по наследству. Отсюда можно сделать простой вывод о наличии тесной связи между растительной формой и ее химизмом и их взаимной обусловленности. В виду этого любой вид растения, род, семейство, порядок, класс может быть определенно охарактеризован с химической стороны, так как каждая систематическая группа естественной системы, основанной на родстве растений, имеет общие в своем химизме черты. Так например, водоросли, производя различнейшие углеводы, не могут создавать эфирных масел и никогда не бывают обильны жирами, так как жиры требуют при своих превращениях в растении больше кислорода, чем может его доставить вода, растворяющая при обычной температуре только 3—4% кислорода.

По мнению автора, вся химическая эволюция растительного мира представляет собою количественные изменения элементарных растительных веществ. Все белковые вещества развились из сочетаний аминокислот, а эти последние из нескольких простейших аминокислот, что видно хотя бы из того, что простейшая аминокислота — аланин — послужила элементом для построения более сложных аминокислот — фенилаланина, тирозина и др. Все полисахариды представляют собою количественные комбинации небольшого числа элементарных моноз. Жиры представляют собою в большинстве случаев гомологический ряд с нарастающим содержанием групп CH_2.

Анализы современных водорослей обнаруживают в них углеводы, белки и жиры. Веществ, подобных смолам, алкалоидам, эфирным маслам, каучуку, в них не найдено; эти вещества образуются или в резко ксерофитных условиях, как эфирные масла, каучук, смолы, или у высших покрытосеменных, как алкалоиды, глюкозиды. Следовательно вся эволюция органических веществ водорослей протекала в области белков, жиров и углеводов. Современные вещества водорослей — высшая ступень названных трех видов веществ в классе водорослей. Формы этих веществ в прошлые геологические эпохи могли быть проще современных, так как равномерно теплый климат и рассеянный солнечный свет в течение всего палеозоя и до середины мезозоя мало способствовали изменчивости формы растительных веществ. У мхов уже появляются смолы, воск, лигнин. У плаунов начинают появляться алкалоиды. Вместе с покрытосеменными появились и развились новые формы органических веществ: новые более сложные алкалоиды и глюкозиды, эфирные масла, смолы, каучуки, а также новые формы белков, углеводов, жирных кислот. Эфирные масла, образующиеся при ярком солнечном освещении и низкой влажности, не могли возникать в периоды жизни земли с равномерной влажностью и рассеянным светом. В настоящее время эфирные масла образуются, как правило, в сухом климате с ярким освещением.

Таким образом положение растения в системе растений и его химические продукты тесно связаны между собою. Химические вещества растений в различные эпохи существования земли были неодинаковыми и с течением времени изменялись; каждый класс растительного мира характеризуется специфическим химизмом; типы веществ нарастают в числе и разнообразятся; раз созданная растением форма вещества (например олеиновая кислота, тирозин) может образоваться и в позднее развивающихся классах растений.

Связь между положением растения в системе и его химическими особенностями объясняет климатическая теория.

По этой теории способность растения образовывать те или иные химические продукты сильно изменяется под влиянием климата. Все продукты, свойственные данному растению, образуются во всех климатах, в которых может произрастать растение и при всевозможных условиях культуры, но количество этих продуктов будет везде различно. Образовавшись в ничтожно малом количестве, некоторые вещества могут быть даже не открыты химическим анализом. Только исследовав растение в различных климатах, можно установить во всей полноте его химизм.

Эволюция растений и эволюция химических веществ, как говорит далее автор, представляют собою результат воздействия различных внешних климатических факторов на растение. Эволюция есть результат борьбы, принуждение для растения изменить свой химизм применительно к новым условиям, а не просто свойство растения, не зависящее от внешних условий. С появлением на земле разнообразия климатов, смены лета и зимы, темпы эволюции стали интенсивнее, формы разнообразнее.

Климатическая изменчивость органических веществ в растениях лучше всего изучена на жирах и подчиняется следующему географическому правилу: „Тропические равномерно мягкие климаты без резких колебаний температуры благоприятствуют образованию в растениях насыщенных кислот и олеиновой кислоты; климаты умеренных широт и до-арктических с резкими колебаниями температуры благоприятствуют образованию высоко-ненасыщенных кислот, задерживая накопление олеиновой кислоты".

Под влиянием климатических факторов происходят количественные изменения состава растительных веществ, приводящие к новым качествам этих веществ. Приспособление растения к новым условиям существования при акклиматизации, переселении в новые климаты, осеверении и т. п. химически проявляется в приобретении веществ с новыми качествами и свойствами. Эволюция химических веществ есть выражение этого действия климата на растения и борьбы последних за существование. Граница ареала растения обозначает пункты, где борьба оказывается не в пользу растения.

Если эволюция растений является следствием борьбы за существование, а образование в них веществ с новыми качествами — химическим приспособлением к новым условиям, причем естественный отбор закрепляет за растением наиболее полезные для него при данных условиях вещества, то постепенное изменение химизма растений в течение геологических периодов является несомненным. По мнению автора, сдвиг растительного химизма у жиров шел в сторону наибольщего содержания ненасыщенных кислот, у эфирных масел—в сторону накопления одних составных частей за счет

других, у белковых веществ — в сторону образования одних аминокислот за счет других.

Поэтому реставрация фитохимии прежних геологических эпох по современной фитохимии должна итти по линии обратной той, которая совершалась в природе: от более сложного химизма к более простому.

Обсудив изложенные выше принципы реставрации химизма растений прошлых периодов, автор выдвигает в заключение ряд проблем: 1) необходимость изучения химизма тропических и тайнобрачных растений; 2) необходимость изучения покрытосеменных по семействам и по климатическим зонам; 3) необходимость экспериментальных исследований по влиянию на химизм растения различных климатических факторов.

Заканчивая на этом реферат работы С. Л. Иванова, подчеркнем наиболее интересные выводы этой работы.

1. Химические продукты, возникающие под влиянием тех или иных внешних факторов в результате приспособительной деятельности растения к новым условиям, оказывают свое влияние на всю структуру растения: обусловливают появление новых морфологических признаков и нового анатомического строения.

2. Эволюция растительных форм связана с эволюцией растительного химизма.

3. Эволюция растительных форм и их физиологических функций связана с эволюцией климатов.

Г. В. Домрачев

Голицын Сергей. Опыт ботанико-географического картирования юго-западного Закавказья с дендрологической точки зрения. Труды Воронежского государственнего университета Т. VII (1935), 166—237). С 2 схемами, схематической картой маршрутов автора и картой растительного покрова Аджаристана.

Автор произвел детальное ботанико-географическое исследование АССР Аджаристана — той части Кавказа, которая до сих пор была изучена весьма недостаточно. Были данные флористического характера, некоторые сведения о лесах края и о культурах его. Из картографического материала мы располагали только ботанической картой Батумской области Воронова (1911), на которой точно нанесены только данные о растительности ущелья Аджарис-цхали и системы гор левобережья этой реки, то есть по маршруту личных исследований Воронова. По словам С. В. Голицына, „Вороновская карта совершенно искажает действительность в Малом Аджарском хребте, где на месте обширных буковых лесов (у вершины Аджарис-мта например) она помещает леса хвойные".

В 1930 г. появилась карта, приложенная к „Очерку растительного покрова Закавказья" А. А. Гроссгейма. О карте Закавказья Гроссгейма нам (Н. и Е. Буш) пришлось высказаться в печати по поводу неверного изображения на ней растительного покрова Юго-Осетии. [1]

То же относится и к Аджаристану. С. В. Голицын построил реферируемую работу на критике, шаг за шагом, этой карты с заменой нанесенных на ней не соответствующих действительности обозначений новыми, верными. При этом получился очерк растительного покрова Аджаристана, иллюстрируемый новой картой.

Карта эта детальная. На ней нанесены: буковые высокогорные леса, буково-каштановые колхидские леса основного типа, фрагменты еловых лесов и группы елей или одиночные ели в буковых и буково-каштановых лесах, а также фрагменты сосновых лесов (из *Pinus sylvestris*) в буково-каштановых лесах. Затем нанесены буково-каштановые колхидские леса верхне-аджарского типа. Этот тип отличается от основных буково-каштановых лесов наличием разнообразных хвойных, а также многих ксерофильных элементов и обеднен компонентами вечнозеленого подлеска. Далее отмечены фрагменты дубово-грабинниковых лесов в буково-каштановых колхидских лесах основного типа. Нанесены также смешанные дубово-сосновые леса из *Quercus iberica* и *Pinus sylvestris*, фрагменты смешанных колхидских лесов, богатых армянским дубом (*Quercus armeniaca* — *Q. Hartvissiana*), болотистые ольховники из *Alnus barbata* по морскому побережью. Автор справедливо признает, вопреки мнению Сосновского, [2] болотистые ольховники западного Закавказья одним из основных типов растительности этой страны.

Далее мы видим на карте кустарники влажных высокогорий: *Rhododendron ponticum, Rh. Ungerni, Vaccinium arctostaphylos, Ilex aquifolium, Laurocerasus officinalis, Ruscus hypophyllum*, очень редко *Orphanidesia gaultherioides*, местами *Quercus pontica* и *Betula Medvedevi*. Иногда в этой формации наблюдаются гигантские тиссы *Taxus*

---

[1] Н. и Е. Буш. Рецензия в журнале „Природа" № 10, стр. 1032—1033, 1931.

[2] Сосновский Д. Опыт классификации растительных формаций Грузии. Закавказский краеведческий сборник. Сер. А. т. 1, стр. 7, 1930.

baccata с диаметром в 1,5 — 2 *м* и более. Есть и древне-третичные травы. Автор считает этот тип за древний и первичный. Действительно, распространение этого типа в очень трудно доступных местах и наличие иногда в нем тысячелетних тиссов говорит в пользу этого мнения. Еще Краснов в 1906 г.[1] сравнивал этот тип с нагорным maquis'ом Яванских вулканов. С. В. Голицын сравнивает его также с зарослями *Rhododendron ponticum* в Португалии, описываемыми Вилькомом (Willkomm M.).[2] Этот тип чрезвычайно интересен и его необходимо изучить во всех подробностях.

Далее следуют лианово-кустарниковые заросли и облепиховые (*Hippophaë rhamnoides*) рощи на прибрежных песках, фрагменты средиземноморского маквиса—ладанники из *Cistus salviaefolius*, пихтово-еловые леса, сосновые леса (из *Pinus hamata*) вне Аджаристана, по речке Дзиндза, фрагменты можжевеловых лесов из *Juniperus oxycedrus*, горно-ксерофитная растительность и формации полосы между верхними границами леса и древесных пород. Такими формациями оказались в большинстве случаев не парковые леса из *Acer Trautvetteri* и *Quercus pontica*, нанесенные на карте Гроссгейма более или менее широкой полосой вдоль склонов Аджаро-Имеретинского хребта и северное от Годерского перевала Арсианских гор. На самом деле в указанной полосе преобладают густые трудно проходимые заросли корявого низкорослого бука или редкий ослабленного роста хвойный лес (пихта, ель) с примесью некрупных буков. Фрагменты паркового леса встречаются на территории Аджаристана лишь в виде исключения.

Наконец нанесены на карте также: субальпийская растительность, альпийская растительность, растительность приморских песков и болот и озер.

Таким образом выделено 22 типа растительности.

Отметим особо наблюдение автора о присутствии лианы *Smilax excelsa* в глубине девственных лесов нижнего пояса гор. Это согласуется с нашими наблюдениями в Абхазии. Остатки таких лиановых лесов имеются на Цихис-дзири. О плюще *Hedera colchica*, обвивающем буки в глубине горного леса в Абхазии я (Н. Буш) писал уже давно.[3] То же явление в Аджаристане наблюдал и С. В. Голицын. Таким образом мнение о присутствии лиан только по опушкам леса в Колхиде неверно и происходит от нежелания заглянуть с дороги внутрь леса. Остальные лианы, действительно, — только на опушках и в окнах леса.

Недостатком работы является отсутствие данных о травянистой растительности: работа построена на деревянистых растениях и папоротниках. Обработка травянистых растений даст автору очень много для разрешения интересующих его проблем. Из них проблема верхнего предела лесов — одна из наиболее интересных, и для разрешения ее не обойтись без материала о травянистой растительности.

Сожалею, что автор увлекается такими терминами, как „Rhodungeinietum“ и „Vaccarctostaphyletum“. Условимся отбросить наконец эту опостылевшую тарабарщину и будем держаться терминологии шведской школы геоботаников! Куда красивее, гибче, и язык ломать не надо.

В общем мы приобрели хорошую (подробную и точную) ботанико-географическую карту Аджаристана, получили очерк растительности этой страны и указания о возможностях использования ценных древесных пород юго-западного Закавказья.

Н. Буш

---

1 Краснов А. Н. Очерк растительности и животного мира ближайших окрестностей Батума. Батум и его окрестности. Стр. 183-184, 1906.

2 Willkomm. Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel. Die Vegetation der Erde, 1, p. 84—85.

3 Н. А. Буш. Кавказ. Ест. производ. силы России. Растительный мир. 1923.

ХРОНИКА

Гос. ботаническое общество в апреле—мае 1935 г.

23 апреля на общем собрании Гос. ботанического общества под председательством академика В. Л. Комарова были обсуждены следующие научные доклады:

А. Н. Данилов (Ботан. ин-т Ак. наук). — Качество света, как фактор, определяющий отношение водорослей к температуре и лучистой энергии (к механизму фотосинтеза).

М. С. Яковлев (ВИР). — Онтогенез основных типов льна.

А. П. Шенников (БИН). — О монографическом изучении таксономических единиц растительности.

11 мая состоялось заседание стационарной комиссии Ботан. о-ва для рассмотрения материалов и итогов стационарных ботанических исследований Дальне-Восточного филиала Академии наук. А. П. Саверкин (Владивосток) доложил результаты стационарного исследования лугов в 1932—34 г.г. Т. И. Рябова (Владивосток) сообщила о работах по изучению кормовых растений и пастбищ пятнистого оленя.

Резюмируя сообщения, академик В. Л. Комаров подчеркнул огромное практическое значение производимых исследований, ставящих на прочную научную основу мероприятия по укреплению кормовой базы Д.-В. края.

Задачи стационарной комиссии Ботанического общества в деле организации стационарных ботанических исследований

Мощный рост планового социалистического хозяйства настоятельно ставит перед ботаникой требования такого развития теории, чтобы последняя могла выявить свою ведущую роль.

Одной из задач социалистического хозяйства является овладение растениями и растительными группировками, произвольное их изменение в желательном направлении, или, наоборот, удержание их от нежелательных изменений. Рациональное разрешение этой задачи требует изучения закономерностей динамики растения и растительного покрова.

Динамическое изучение последних требует особой организации исследовательской работы, обеспечивающей стационарное изучение одних и тех же растений или же группировок в разные периоды вегетации и в течение ряда лет, на протяжении которых учитываются проявления динамики в их обусловленности факторами динамики. Наблюдение над природными процессами соединяются здесь с экспериментальным изучением и при произвольном изменении факторов.

Только стационарные методы работы в состоянии разрешить актуальнейшие вопросы теории вида, теории экологии, теории фитоценоза. Применение этих методов работы равно необходимо и для науки, и для повседневной хозяйственной практики, поскольку именно они дают основание для развития всех отраслей растениеводства.

Именно теперь, при переходе социалистического хозяйства к массовому улучшению природной растительности и к плановому растениеводству, особенно остро ощущается недостаточность обычных экспедиционных ботанических исследований и необходимость перехода — на их основе — к стационарной организации ботанической работы. Экспедиционные исследования и камеральная (гербарная, лабораторная) работа необходима для решения ряда важных проблем, но недостаточна для решения вопросов, связанных с динамикой растительного покрова. Эти последние требуют применения стационарной методики исследования растительных объектов в различных природных и произвольно создаваемых условиях.

На примере изучения растительности природных кормовых угодий можно видеть, как закономерно это изучение переходило от экстенсивных форм работы к интенсивным и стало теперь перед необходимостью именно стационарных работ. В дореволюционный период луговые исследования могли в основном — ограничиваться первоначальным

установлением и качественной характеристикой типов лугов и пастбищ. С началом планового социалистического хозяйства понадобились инвентаризация, картирование, районирование кормовых ресурсов, что тотчас же резко сказалось на методе работы, введя в нее различные элементы учета. Теперь же, когда реконструкция сельского хозяйства привела к широкому размаху работ по освоению новых земель, по улучшению с.-хоз. угодий и растений — остро ощущается необходимость дальнейшей интенсификации научной работы, дальнейшее совершенствование ее теории и ее методики. Удовлетворение этой потребности возможно путем широкой организации стационарных исследований, тесно связанных с задачами производства и с задачами науки.

В настоящий момент состояние стационарной исследовательской работы в области ботаники, особенно в области экологии и геоботаники, неудовлетворительно. Ряд прежних стационаров (луговых, лесных, болотных) прекратили существование, другие находятся в периоде организации и нуждаются в укреплении (стационары Ин-та оленеводства, Ин-та кормов), третьи в своей работе ограничены узко производственными задачами (зональные станции). Крупнейшее ботаническое учреждение Союза, — Ботанический институт Академии наук СССР в своей работе почти полностью лишен возможности применять методы стационарной работы по длинному ряду тем и объектов.

Вместе с тем имеется много учреждений и организаций, при которых стационарные исследования могут быть развиты в должном масштабе. Среди них особо следует отметить Ботанич. институт Ак. наук СССР, стационары которого и стационары филиалов Ак. наук должны быть местом наиболее углубленной разработки методики стационарных исследований, применительно к различным проблемам теории вида, экологии и фитоценологии (геоботаники). Далее следует считать чрезвычайно важным делом — организацию стационаров при университетах, с.-х. и лесохозяйственных втузах — где могли бы воспитываться новые кадры стационарных исследователей. Станция Ин-та оленеводства, заповедники, Бородинская биологическая станция, Институт Всесоюзной академии сельско-хозяйственных наук имени Ленина, зональные станции и т. д. — могут и должны участвовать в стационарных исследованиях больше, чем теперь. Огромное значение в массовой постановке экспериментальных работ имеют широко развивающиеся в колхозах мероприятия по улучшению с.-хоз. угодий, по увеличению урожайности, с местными исследовательскими ячейками в виде изб - лабораторий, краеведческих ячеек и т. д.

Задачей стационарной комиссии Гос. бот. общ. является:

а) объединение ботаников, работающих стационарно, путем взаимного ознакомления с производимыми исследованиями и согласования методики, в целях развития последней;

б) выдвижение наиболее актуальных и наименее разработанных вопросов тематики и методики для того, чтобы стимулировать их разработку;

в) пропаганда стационарных методов работы и их содержания в тех областях ботаники, применение которых к хозяйственной практике особенно важно в настоящее время;

г) содействие в разработке примерных планов и программ стационарных исследований и сети стационаров.

На ближайшее время необходимо сосредоточить внимание:

1) на объединении стационарных ботаников, 2) на разработке программ фенологических наблюдений, 3) на методе учета продукции растительной массы, 4) на геоботаническом учете мелиорации.

А. Шенников